Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (3)

ERRATUM

MODÈLE POUR L'ÉTUDE DES EFFETS GÉNÉTIQUES

A. GALLAIS

Page 240, lire :

« $\mu_{(In)} = \mu_{(I)} + F_n D_o + [F_n^2 + f_n (\lambda^2)] D_{1 (I)}$

où $\mu_{(I)}$ et $D_{1(I)}$ dépendent des situations de linkage à la génération n, et $f_n (\lambda^2)$ est une fonction des valeurs de linkage de tous les couples de loci .»

Page 240, 7eme ligne après cette formule, lire :

« En se limitant aux interactions de premier ordre entre loci, l'influence des deux paramètres, D_0 et D_1, pourra être appréciée avec quatre niveaux de consanguinité .»

---

16 JUIN 1967

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 17
1967

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 17 1967 NUMÉRO 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (1), 5-11.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE GÉNÉTIQUE DU PÊCHER.

R. MONET

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye

SOMMAIRE

L'importance, pour l'amélioration d'une plante, de son étude génétique est telle qu'il n'est pas possible de la négliger même si, comme chez les plantes pérennes, les progrès y sont difficiles du fait de l'existence d'obstacles touchant à la biologie florale et à la longueur du cycle de développement.

L'étude qui suit concerne des observations réalisées sur deux générations F_2 obtenues chez le Pêcher. Tout en contribuant à la connaissance génétique de cette espèce, elle précise les voies méthodologiques à adopter dans un pareil cas.

INTRODUCTION

Dans une étude précédente (MONET R., 1965), nous faisions état des connaissances génétiques acquises chez le Pêcher (*Prunus Persica* L. BATSCH) ; nous nous proposons ici d'exposer un ensemble d'observations concernant deux générations F_2 obtenues chez cette espèce, par lesquelles il nous a été possible d'étudier :

le déterminisme génétique d'une déficience en anthocyanes,
les possibilités de liaison ou d'indépendance entre quatre loci.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les croisements qui devaient constituer les générations F_1 ont été effectués en 1958. Le parent femelle était, dans chaque cas, le clone *S 305* (les semis de celui-ci, utilisés pour leur homogénéité comme porte-greffes, sont commercialisés sous la dénomination *GF 305*).

Ce choix s'est révélé particulièrement intéressant :

— Ce clone est homozygote dominant pour la majorité des gènes connus jusqu'ici chez le Pêcher (il peut, en ce sens, et par d'autres aspects, être assimilé à la forme sauvage).

— Il est tardif, il n'existe donc pas de problème de viabilité des embryons, comme chez les variétés précoces.

— Il est autogame préférentiel, ce qui a facilité l'obtention des générations F_2.

L'emploi d'un tel type serait souhaitable, nous semble-t-il, toutes les fois qu'il s'agira d'entreprendre l'étude d'un nouveau mutant.

Le parent femelle, *S 305*, a été pollinisé par la variété *Summer Heath, S 763*. Nous désignerons les générations hybrides F_1 et F_2 par les produits symboliques $\begin{cases} F_1\ S\ 305 \times S\ 763. \\ F_2\ S\ 305 \times S\ 763. \end{cases}$

La variété *S 763* manifeste une déficience en anthocyanes et la transmet, par autofécondation, à sa descendance ; elle possède en outre des fleurs rosacées (caractère récessif homozygote *sh sh*) et des fruits du type « Pavie » (caractère récessif homozygote *mm*). Elle est identique à *S 305* pour tous les autres caractères.

Dix hybrides F_1 ont été obtenus dans ce croisement ; ils ont été cultivés dans une parcelle isolée.

Dans le deuxième croisement, nous retrouvons le même parent femelle *S 305* ; il a été pollinisé par une variété rustique nommée *Pavie Garaud, S 300*. Nous utiliserons donc les produits symboliques $\begin{cases} F_1\ S\ 305 \times S\ 300 \\ F_2\ S\ 305 \times S\ 300 \end{cases}$ pour désigner les générations hybrides.

S 300 porte le caractère « Pavie » (*mm*) elle a des fleurs rosacées (*sh, sh*), enfin, il s'agit d'une variété à chair jaune (caractère homozygote récessif, *yy*).

Le mode de transmission de ces trois caractères est déjà connu (J. S. Bailey et A. P. French, 1949 ; C. J. Connors, 1920), mais les liaisons entre les gènes, responsables de ces caractères, n'ont pas encore été étudiées.

Un arbre hybride F_1 a été obtenu par ce croisement.

Nous allons donc examiner successivement les caractéristiques des générations F_1 et les disjonctions observées dans la F_2.

RÉSULTATS

A. — *Caractéristiques des hybrides F_1*

1. F_1 *S 305* × *S 763.*

Les 10 arbres constituant cette F_1 sont identiques, ce qui confirme l'état homozygote des parents ; ils présentent d'ailleurs toutes les caractéristiques de la forme sauvage *S 305*. Plus précisément en ce qui concerne les caractères étudiés, nous constatons que ces arbres possèdent des pigments anthocyanes au même degré que le parent *S 305*. La déficience en anthocyane du parent *S 763* est donc récessive. Les caractères : fleur rosacée, « Pavie », sont eux aussi récessifs.

2. F_1 *S 305* × *S 300.*

Les observations précédentes sont encore valables. L'hybride présente toutes les caractéristiques du parent *S 305*. Les caractères à l'étude : fleur rosacée, « Pavie », chair jaune, sont récessifs par rapport aux caractères : fleur campanulée, non « Pavie », chair blanche, du parent *S 305*.

B. — *Étude des disjonctions observées dans les F_2*

1. F_2 *S 305* × *S 763.*

Cette F_2 était initialement constituée par 360 plants provenant d'un lot de noyaux prélevés en 1961 sur les arbres constituant la F_1. Cependant, à la suite de dégâts d'asphyxie, seules les fructifications de 277 plants ont pu être observées.

Les génotypes étudiés semblent présenter une valeur sélective égale vis-à-vis de la sensibilité à l'asphyxie radiculaire ; de ce fait, on ne peut que déplorer une réduction de l'importance de l'échantillon.

a) *Étude de la mutation induisant une déficience en anthocyanes.*

Ce mutant n'ayant, jusqu'ici, fait l'objet d'aucune étude génétique, il est important de bien le décrire.

Tous les organes de l'arbre qui, normalement, sont pourvus de pigments anthocyanes ont été affectés. Ainsi les rameaux sont colorés uniformément en vert (fig. 1) ;

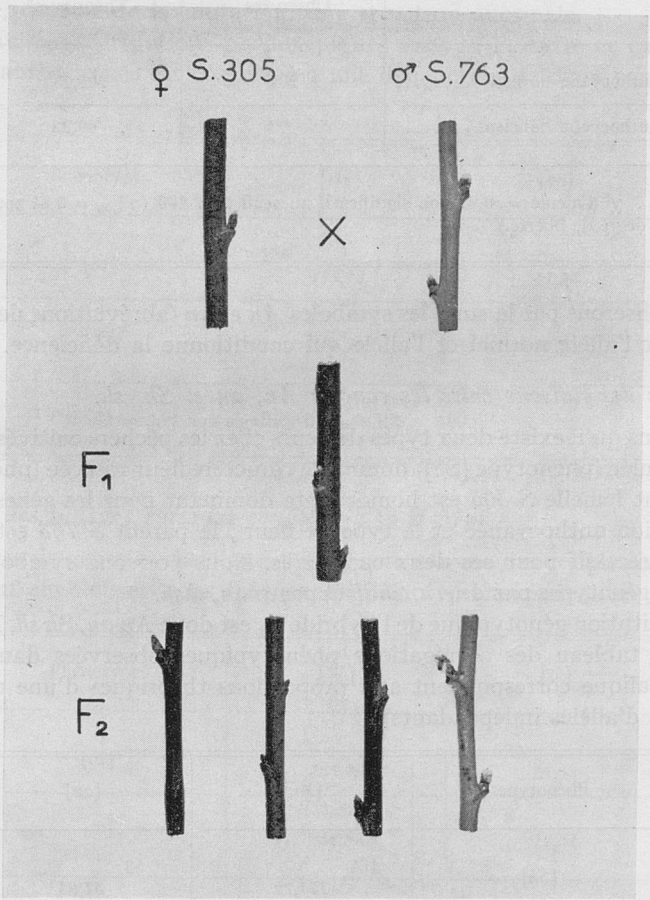


FIG. 1. — *Aspect des rameaux chez la forme sauvage et chez le mutant déficient en anthocyanes, avec schéma de transmission de ce caractère*

aucune teinte rouge ne se forme même sur les portions exposées à la lumière.

Les fleurs (fig. 2) ont un calice vert tendre, des anthères jaunes : dans le cas normal, ces organes sont rouge violacé.

Cependant, la présence des pigments en faible quantité se manifeste au niveau des pétales, qui sont rose clair, alors qu'en l'absence totale de ces pigments, ils seraient blancs (mutant *ww*, W. E. LAMMERTS , 1945).

On décèle des traces de coloration rouge à la pointe des sépales, sur le fruit et quelquefois sur les rameaux au niveau des déformations provoquées par la cloque, sur les feuilles enfin, à la suite de dégâts semblables.

Ce caractère se disjoint dans la F_2 conformément aux proportions 3 — 1. Nous confrontons ci-dessous les fréquences observées aux fréquences théoriques :

	Observées	Théoriques
Anthocyane normal	204	207,75
Anthocyane déficient	73	69,25

χ^2 Calculé = 0,27 non significatif au seuil 5 p. 100 ($\chi^2_{0,05}$ = 3,84 pour 1 degré de liberté.)

Nous utiliserons par la suite les symboles *An* et *an* (abréviations de anthocyane) pour désigner l'allèle normal et l'allèle qui conditionne la déficience.

b) *Étude des liaisons entre les couples An, an et Sh, sh.*

Rappelons qu'il existe deux types de fleurs chez les pêchers cultivés : le caractère fleur campanulée (phénotype [S*h*]) domine le caractère fleur rosacée (phénotype [*sh*]).

Le parent femelle *S 305* est homozygote dominant pour les gènes déterminant la pigmentation anthocyanée et le type de fleur ; le parent *S 763* est au contraire homozygote récessif pour ces deux caractères. Nous pouvons symboliser respectivement leurs génotypes par *AnAn, ShSh* et par *anan, shsh.*

La constitution génotypique de l'hybride F_1 est donc A*n an*, S*h sh*. Nous donnons ci-dessous le tableau des ségrégations phénotypiques observées dans la F_2. (Les chiffres en italique correspondent aux proportions théoriques d'une disjonction de deux couples d'allèles indépendants).

Phénotypes	[*An*]	[*an*]
[*Sh*]	164 *155,79*	53 *51,93*
[*sh*]	40 *51,93*	20 *17,31*

χ^2 Calculé = 3,67 non significatif au seuil 5 p. 100 ($\chi^2_{0,05}$ = 7,81 pour 3 degrés de liberté)

Notre échantillon est donc conforme aux proportions théoriques 9.3.3.1.

c) *Étude des liaisons entre les couples An an et M m.*

Les « Pavies » (1) se distinguent des pêches normales par leur chair caoutchouteuse et une forte adhérence de celle-ci au noyau. Ce caractère est récessif et monofactoriel : *mm* (BAILEY et FRENCH, 1933). Si l'on tient compte des conceptions actuelles ayant trait à la relation gène-enzyme, l'effet de la mutation s'explique aisément : lors de la maturation d'une pêche normale, il y a hydrolyse enzymatique des parois cellulaires du péricarpe ; cette hydrolyse ne se produit pas chez les « Pavies » (R. M. ADDOMS, G. T. NIGHTINGALE, M. A. BLAKE, 1930). On peut donc penser que chez celles-ci l'un des enzymes impliqué dans l'hydrolyse ne joue plus son rôle car il possède, du fait de la mutation, une structure anormale.

Le tableau des ségrégations phénotypiques dans la F_2 entre ce caractère et la déficience en anthocyanes est conforme à une disjonction de deux couples d'allèles indépendants.

Phénotypes	[*An*]	[*an*]
[*M*]	158 *155,79*	61 *51,93*
[*m*]	46 *51,93*	12 *17,31*

χ^2 Calculé = 3,91 non significatif au seuil 5 p. 100.

d) *Étude des liaisons entre les couples Sh sh et Mm.*

Ces couples de gènes se disjoignent ici encore comme des couples indépendants. Nous avons en effet observé les fréquences phénotypiques suivantes :

Phénotypes	[*Sh*]	[*sh*]
[*M*]	167 *155,79*	52 51,93
[*m*]	50 *51,93*	8 *17,31*

χ^2 Calculé = 5,87 non significatif au seuil 5 p. 100

2. F_2 *S 305* × *S 300.*

269 arbres entrent dans nos comptages. Cette F_2 était initialement constituée par 276 individus, 4 arbres ont péri, trois autres constituaient des impuretés. L'hy-

(1) Le caractère « Pavie » a été étudié génétiquement sous la dénomination américaine « *non melting* ».

bride F_1 ayant été mal isolé, on pouvait s'attendre à de nombreuses impuretés dans la F_2 ; en réalité, leur nombre est extrêmement faible. Cela implique que notre hybride F_1 était particulièrement autofertile.

Ces impuretés reconnaissables à leurs nectaires circulaires (les deux parents ont des nectaires réniformes) et à l'aspect du fruit, ont pu être facilement éliminées.

Nous donnons une analyse globale des liaisons entre les trois couples de gènes concernés.

Le parent *S 300* est un triple récessif, il porte en effet les caractères : fleur rosacée [*sh*], « Pavie » [*m*], chair jaune [*y*].

Son génotype peut s'écrire *shsh, mm, yy*. Il a été croisé avec la forme sauvage *S 305*, dont le génotype *ShSh, MM, YY*, correspond aux caractères : fleur campanulée [*Sh*], non Pavie [*M*], chair blanche [*Y*].

L'hybride F_1 a pour constitution génotypique : *Shsh-Mm-Yy*. Dans la génération F_2 nous avons observé les combinaisons phénotypiques suivantes :

Phénotypes	*Sh*				*sh*			
	YM	*Ym*	*yM*	*ym*	*YM*	*Ym*	*yM*	*ym*
Fréquences observées	120	36	42	11	37	3	14	6
Fréquences théoriques Disjonction : 27.9.9.9.3.3.3.1	113,4	37,8	37,8	12,6	37,8	12,6	12,6	4,2

χ^2 calculé = 9,394 non significatif au seuil 5 p. 100 ($\chi^2_{0,05}$ = 14,07 pour 7 degrés de liberté)

Notre distribution de fréquences n'est pas incompatible avec l'hypothèse d'une disjonction de 3 couples de gènes indépendants.

Notons ici la confirmation d'un résultat déjà énoncé dans le croisement *S 305* × *S 763* concernant l'indépendance des couples *Sh sh* et *M m*.

CONCLUSIONS

Cette étude a permis de mettre en évidence :

— Le déterminisme monofactoriel d'un mutant déficient en pigments anthocyanes (symboles suggérés : *An-an*).

— Les ségrégations indépendantes des 3 couples de gènes *An an, Sh sh, Mm*, d'une part, et des 3 couples de gènes *Sh sh, M m, Y y*, d'autre part.

Nous savons que deux interprétations sont ici possibles : loci portés par des chromosomes différents, ou loci situés à plus de 50 unités de *Crossing over* sur le même chromosome. Il ne nous est pas possible de décider laquelle des deux hypothèses est valable.

Au point de vue méthodologie, nous avons pu énoncer quelques règles à suivre pour réaliser une étude génétique sur une plante pérenne telle que le Pêcher.

En ce qui concerne l'amélioration de cette espèce, il faut signaler l'utilisation éventuelle du mutant étudié ici pour la première fois ; celui-ci est un géniteur possible conduisant à l'obtention d'une variété « Pavie » ne possédant pas d'anthocyanes ; ce caractère est souvent recherché en conserverie.

Reçu pour publication en janvier 1967.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos vifs remerciements à MM. René BERNHARD, Directeur de Recherches, Charles GRASSELLY, Ingénieur, qui ont préparé cette étude, ainsi qu'à M. Bertrand CARMICHAEL, stagiaire à la Station, qui nous a aidé dans nos observations.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO GENETIC STUDY OF THE PEACH TREE

The observations assembled in this study deal with two F_2 generations of the peach tree (*Prunus Persica* (L) BATSCH).

The female parent, *S 305*, perhaps comparable to a wild form, was crossed :

— with the mutant *S 763*, which is deficient in anthocyanins and is a recessive homozygote for genes controlling flower type (*shsh*) and determining the character « non melting » (*mm*).

— with the mutant *S 300*, recessive homozygote for genes concerning the flower type (*sh sh*), the character « non melting » (*mm*), and yellow colour of the fruit (*yy*).

From the first cross it can be concluded that a single factor determines the anthocyanin deficiency (suggested symbols *An-an*), and that the allelic pairs *An an*, *Sh sh*, *M m*, are independent.

The second cross demonstrates the independence of the allelic pairs *Sh sh*, *M m*, *Y y*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADDOMS R. M., et *al.*, 1930. Development and ripening peaches as correlated with physical characteristics, chemical composition, and histological structure of the fruit flesh. II. Histology and microchemistry. *New Jers. agric. exper. Stn. Bull.*, **507**.

BAILEY J. S., FRENCH A. P., 1949. The inheritance of certain fruit and foliage characters in the peach. *Mass. agric. exper. Stn. Bull.*, **452**.

CONNORS C. H., 1920. Some notes on the inheritance of units characters in the peach. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **16**, 24-36.

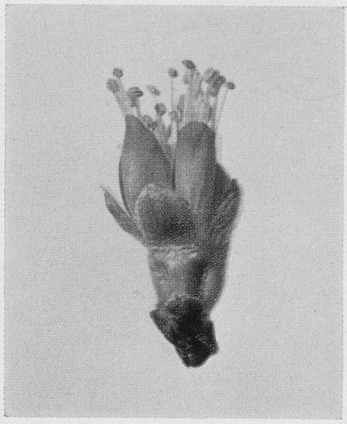
LAMMERTS W. E., 1945. The breeding of ornamental edible peaches for mild climates. I. Inheritance of tree and flower characters. *Amer. J. Bot.*, **32**, 53-61.

MONET R., 1965. Caractères à déterminisme génétique simple chez *Prunus Persica* (L.) BATSCH. *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (1), 99-106.

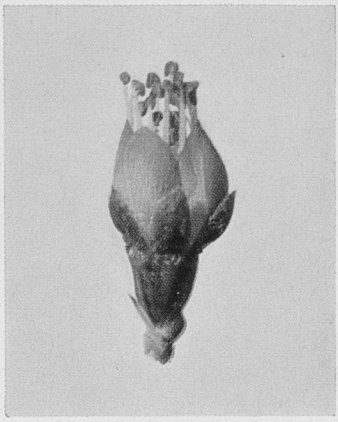
FIG. 2. — *Échantillon de quatre fleurs prélevées sur des arbres de la* F_2 S 305 × S 763

N° 17 — Fleur campanulée, déficiente en anthocyanes (type recombiné)
N° 93 — Fleur campanulée, avec anthocyanes (type parental)
N° 90 — Fleur rosacée, déficiente en anthocyanes (type parental)
N° 95 — Fleur rosacée, avec anthocyanes (type recombiné)

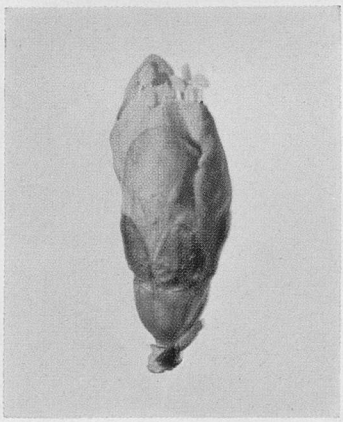
La déficience en anthocyanes se manifeste au niveau du calice et des anthères de la fleur. Les pétales, par contre, sont peu modifiés.



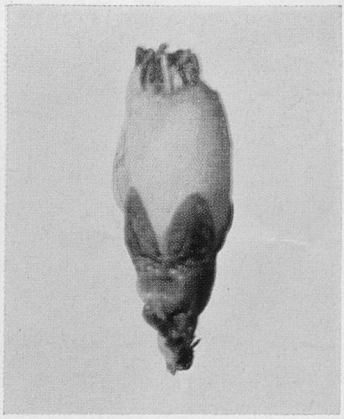
F 2 n° 17



F 2 n° 93



F 2 n° 90



F 2 n° 95

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (1), 13-21.

THERMOTHÉRAPIE SUR PÊCHER

C. MARENAUD, R. SAUNIER

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye

SOMMAIRE

Le traitement par thermothérapie du cultivar de Pêcher *Robin* clone *S. 1174 A*, atteint de virus du groupe *Ring-Spot*, a permis l'obtention de bourgeons indemnes de cette infection.

Le bon état sanitaire du clone, constitué à partir d'un de ces bourgeons a été contrôlé par les tests d'indexage habituels. La conformité des caractères phénotypiques de ce clone, observables sur le scion d'un an, avec les caractères homologues du cultivar initial a été également vérifiée.

Le nouveau clone obtenu par élimination contrôlée d'une infection virale présente une amélioration sensible en ce qui concerne :

— la reprise au greffage sur différents porte-greffes d'usage courant ;

— la vitesse et l'importance totale de la croissance pendant la première saison de végétation après le greffage, ces deux éléments constituant vraisemblablement l'indice d'une vigueur supérieure.

INTRODUCTION

Grâce aux travaux de KUNKEL (1935), qui a eu le premier l'idée d'utiliser la chaleur pour guérir les plants virosés, de nombreuses expériences ont été réalisées en ce qui concerne la thermothérapie pour l'élimination des viroses, mais c'est surtout grâce aux travaux de thermothérapie effectués sur le Fraisier par POSNETTE en Angleterre et par CORNUET en France que cette méthode curative a donné des résultats intéressants.

Les travaux plus récents de G. NYLAND aux U. S. A. ont montré qu'il était possible d'éliminer le *Necrotic Ring-Spot* du Pêcher par un traitement thermique. Le traitement appliqué consiste en un séjour de trois semaines à 37-38°C. En utilisant les techniques mises au point par G. NYLAND, nous avons essayé d'éliminer un virus du groupe *Ring-Spot* de la variété de Pêcher *Robin* clone *S. 1174 A*, variété qui, à notre connaissance, n'existait qu'à l'état malade.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

En 1961, la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade sélectionnait la variété de Pêcher *Robin* dont la période de maturité, la couleur, la qualité des fruits et la qualité gustative correspondaient bien aux exigences des producteurs et consommateurs.

La valeur culturale de cette variété ne se montrait, cependant, pas toujours satisfaisante : mauvaise reprise au greffage, vigueur assez faible, irrégularité de croissance, présence de malformations sur les fruits de deux clones d'origine différente.

Les tests de détection sanitaire pratiqués devaient révéler la présence de maladie à virus du groupe *Ring-Spot* sur les six clones d'introduction différente, y compris sur celui qui était issu récemment de l'arbre original. Seule la thermothérapie nous offrait la possibilité d'assainir cette variété qui par ailleurs était fort intéresssante.

Nous avons traité par thermothérapie le clone *S. 1174 A* qui s'était révélé le meilleur sur le plan cultural. Celui-ci a été testé sur différents indicateurs ; le tableau 1 rassemble les résultats obtenus.

TABLEAU I

Résultats des indexages réalisés sur Robin S. 1174 A

Indicateurs utilisés	Réactions obtenues	Symptômes morphologiques observés
Pêcher GF 305.	+	Nécroses sur jeunes rameaux, taches nécrotiques sur le feuillage, réaction du type *Necrotic Ring-Spot.*
P. serrulata variété *Shirofugen*	+	Nécroses et gommoses, réaction du type *Necrotic Ring-Spot.*
P. insititia variété *Krikon*	+	Anneaux nécrotiques sur le feuillage, petites feuilles étroites, réactions du type *Necrotic Ring-Spot* et *Prune Dwarf.*
P. domestica clone *GF 707*	—	Pas de symptôme du type *Bark-Split.*
P. salicina variété *Shiro*	—	Pas de symptôme de *Line Pattern.*
Cucumis sativum variété *Marketer*	+	Anneaux nécrotiques sur les cotylédons, nécrose apicale, réaction du type *Necrotic Ring-Spot.*

Dans l'état actuel de nos connaissances nous pouvions conclure que le clone *S. 1174 A* était porteur d'une maladie à virus appartenant au groupe des *Ring-Spot*, transmissible par le pollen. Les indexages pratiqués montrent qu'il s'agit d'un complexe *Necrotic Ring-Spot-Prune Dwarf.*

Il était important de connaître l'identité du virus car la durée du traitement auquel est soumis le plant malade dépend dans une certaine mesure de la maladie à éliminer.

Il est bon de souligner que cette virose ne provoquait pas de symptômes caractéristiques sur la variété *Robin* et que seul l'indexage a permis de mettre en évidence le mauvais état sanitaire de cette variété.

Préparation du matériel

Trois plants de *S. 1174 A* greffés sur semis de Pêcher, âgés d'un an, sont placés en décembre 1962 dans des pots de 40 cm de diamètre. En avril 1963 ils sont placés en serre pendant 15 jours à 25°C $\pm$ 5°C, puis à 30°C $\pm$ 5°C durant 15 autres jours. Les jeunes plants de Pêcher sont alors disposés dans la chambre de thermothérapie, les rameaux de l'année atteignent 50 à 60 cm et leur rythme de croissance est rapide.

TABLEAU 2

Observations portant sur la reprise au greffage et sur l'état sanitaire des bourgeons traités

Nombre de jours de traitement	Position du bourgeon sur le rameau	Mortalité au greffage	Indexage réalisé				Concombre *Marketer* 2-5-64
			Pêcher en serre *GF 305*		*Shirofungen*		
			Fév. 65	Août 65	22-4-64	3-8-64	
	Rameau 1						
	1 bourgeon terminal		0	0	????	++++	++++
	2		0	0	?+++	++++	+++
	3	×					
24 jours	4	×					
	5	×					
	6	×					
	7	×					
	8	×					
	Rameau 2						
	1 bourgeon terminal		—	—	————	————	———
	2		—	—	————	—++—	+++++
	3		0	0	+???	+?+?	+++++
	4	×					
30 jours	5	×					
	6	×					
	7	×					
	8	×					
	9		0	0	++??	++++	——++
	10 *		—	—	————	————	————
	Rameau 3						
	1 bourgeon terminal		0	0	++++	++++	++++
	2	×					
	3	×					
42 jours	4		—	—	————	————	————
	5	×					
	6	×					
	7	×					
	8	×					
	9	×					
Arbre traité *S. 1174 A* (42 jours après sortie de thermothérapie)			+	+	0	++++	++++

× greffe non reprise
\+ résultat positif de l'indexage (présence de *Ring-Spot*)
— résultat négatif de l'indexage
? résultat douteux de l'indexage
0 indexage non réalisé.

Caractéristiques de la chambre de thermothérapie

Les principales caractéristiques de la chambre sont les suivantes :

température : 38°C ± 1°C
humidité relative : 20 p. 100 ± 10 p. 100
éclairage : 5 000 lux durée 16 heures

Une humidité relative plus élevée aurait permis une croissance plus importante des plants traités.

Traitement

Sur les trois plants placés en chambre chaude, deux meurent rapidement au bout d'une dizaine de jours, le troisième croît presque normalement, trois rameaux seulement sont conservés sur ce plant.

Les bourgeons de la partie distale de chaque rameau qui a poussé durant le séjour en salle de thermothérapie sont greffés sur jeune pêcher dont le pied-mère producteur de semence a été préalablement testé. Les bourgeons latéraux sont greffés en écusson. Pour sauver le bourgeon terminal on pratique une greffe en fente, celle-ci est protégée de la dessiccation par une gaine de polyéthylène : depuis 1966, nous plaçons les greffons en conditions d'hygrométrie élevée grâce à l'utilisation d'un dispositif de nébulisation pneumatique.

Le tableau 2 rassemble les observations réalisées d'une part sur la reprise au greffage des bourgeons traités, d'autre part sur l'état sanitaire de ces bourgeons.

Le tableau 2 nous permet de montrer que dans les conditions de notre expérience et avec le matériel végétal utilisé :

1. la reprise au greffage des bourgeons latéraux est faible ; il y a donc intérêt à conserver un nombre élevé de rameaux par plant de manière à augmenter le nombre de greffes de bourgeons terminaux ;
2. la guérison des bourgeons semble indépendante de la position de ceux-ci sur le rameau ;
3. la durée du traitement pour obtenir la guérison des bourgeons ne semble pas être limitée à un nombre de jours précis.
4. le pêcher qui a été soumis au traitement thermique ne s'est pas révélé indemne. En effet divers prélèvements de greffons ont été réalisés sur les tissus âgés de cet arbre et aucun ne s'est montré sain ; ceci démontre que la guérison totale du plant traité n'a pas été obtenue (bas du tableau 2).

Tous les essais que nous relatons par la suite ont été réalisés à partir d'un seul bourgeon formant le clone *S. 1174 A* 30 J. 10 (30 jours de traitement de thermothérapie, rameau 2, 10e bourgeon à partir du méristème). Le nouveau clone sanitaire ainsi obtenu porte le numéro *S. 3115*.

RÉSULTATS

Les observations réalisées sur le nouveau clone de *Robin S. 3115* portent sur la reprise au greffage avec deux porte-greffes différents et sur la vigueur (croissance des greffes).

Reprise au greffage

Les pépiniéristes nous avaient signalé la mauvaise reprise au greffage de la variété *Robin* clone *S. 1174* ; on sait que divers chercheurs ont observé une nette réduction de la reprise au greffage lorsque le greffon ou le porte-greffe sont atteints par certaines viroses, sur Prunier [CHAMBERLAIN, ATKINSON, et HUNTER], sur Pêcher [AGRIOS], sur Abricotier [MARENAUD]. Un essai tendant à comparer la reprise au greffage de la variété *Robin* malade clone *S. 1174* et de la variété *Robin* saine clone *S. 3115* a été réalisé en pépinière ; afin d'avoir un élément de comparaison, nous avons ajouté à cet essai la variété *Springtime S. 2022* atteinte d'une virose voisine de celle qui affecte le clone *S. 1174.* et le clone *S. 3051* qui s'est révélé exempt de virus du groupe *Ring-Spot* après indexage.

Effectués en 1965 dans la même pépinière, ces essais portaient sur 50 greffes (5 répétitions sur 10 greffes) pour chaque traitement, sur un porte-greffe homogène, de bon état sanitaire, le Pêcher *GF 305*.

Tous les greffages ont été réalisés par le même greffeur.

Les résultats de cet essai sont consignés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Comparaison des reprises au greffage entre clones sains et malades greffés sur Pêcher GF 305

Numéro de la répétition	*S. 2022* clone de *Springtime* malade	*S. 3051* clone de *Springtime* sain	*S. 1174* clone de *Robin* malade	*S. 3115* clone de *Robin* sain
1	5/10	9/10	4/10	8/10
2	5/10	7/10	5/10	10/10
3	4/10	10/10	4/10	9/10
4	4/10	9/10	4/10	8/10
5	5/10	9/10	4/10	9/10
Reprise au greffage (%)	*46*	*88*	*42*	*88*

Une interprétation statistique ne s'impose pas, les différences étant trop importantes ; par ailleurs le tableau 3 permet de montrer l'étroite similitude qui existe entre les résultats concernant les deux clones des deux variétés étudiées *Robin* et *Springtime*.

Un essai semblable a été réalisé en 1966 sur un porte-greffe de bon état sanitaire prunier *St-Julien* de multiplication végétative, le clone GF-*655-2*. Les dénombrements sont consignés dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Comparaison des reprises au greffage entre clones sains et malades sur prunier Saint-Julien GF 655-2

Numéro de la répétition	*S. 2022*	*S. 3051*	*S. 1174*	*S. 3115*
1	3/10	10/10	5/10	8/10
2	4/10	8/10	6/10	8/10
3	3/10	10/10	5/10	8/10
4	3/10	10/10	5/10	9/10
5	4/11	10/11	5/11	9/11
Reprise au greffage (%)	*33,3*	*94,1*	*50,9*	*82,3*

Les différences sont aussi significatives que sur porte-greffe Pêcher ; on peut donc conclure que le fait d'avoir éliminé le virus du type *Ring-Spot* de la variété *Robin* permet d'augmenter d'une manière très sensible la reprise au greffage sur les deux porte-greffes les plus utilisés pour le Pêcher : le pêcher de semis et le prunier *Saint-Julien*.

Croissance en pépinière

Des mensurations ont été effectuées sur les scions des variétés *Robin* traitée et malade et *Springtime* saine et malade. Le tableau 5 rassemble les résultats obtenus en pépinière.

TABLEAU 5

Longueur moyenne, en centimètres, des scions des variétés Robin *et* Springtime *clones sain et malade greffés sur pêcher* GF 305

N° de clone	Nom de la variété	Date de mensuration		
		29-5-65	23-6-65	23-8-65
S. 2022	*Springtime* malade	38,2	85,6	160,8
S. 3051	*Springtime* sain	60,5*	116,4*	168,7
S. 1174	*Robin* malade	29	62,4	141,9
S. 3115	*Robin* sain	48*	99,6*	170,9*

Les chiffres accompagnés d'un astérisque sont significativement différents à $P = 0{,}01$ de ceux de la même variété malade pour la même date.

Le tableau 5 met en évidence les différences de croissance sensibles en début de végétation ; par la suite celles-ci ont tendance à se réduire (les différences ne sont plus significatives au 23 septembre pour *Springtime*).

On sait que les viroses du groupe *Ring-Spot* ont une incidence plus marquée au printemps, décroissante par la suite. Il faut signaler que dans nos essais le taux de reprise étant moins élevé chez les plants malades, ceux-ci disposent d'une place plus importante sur le terrain, ce qui les favorise du point de vue croissance par rapport aux plants sains.

Il faut signaler aussi une meilleure homogénéité pour les plants issus de thermothérapie.

D'autres observations portant sur la croissance ont été réalisées sur les mêmes variétés greffées sur le prunier *Saint-Julien* de multiplication clonale *GF655-2* (tabl. 6).

TABLEAU 6

Longueur moyenne en centimètres des scions, variétés Robin *et* Springtime, *clones sain et malade, greffés sur* prunier GF 655-2

Numéro de la variété	Nom de la variété	Date de mensuration	
		3-6-66	5-7-66
S. 2022.....	*Springtime* malade	47,0	62,0
S. 3051.....	*Springtime* sain	51,0	69,4*
S. 1174.....	*Robin* malade	40,0	54,3
S. 3115.....	*Robin* sain	42,0	61,8*

Les différences observées sur Prunier sont significatives à $P = 0{,}05$ lors de la mensuration du 5 juillet 1966.

FIG. 1. — à gauche : clone *Springtime S. 2022* malade,
à droite : clone *Springtime S. 3051* sain.
plants greffés en serre 2 mois après écussonnage

FIG. 2. — à gauche : clone *Robin S. 1174* malade,
à droite : clone *Robin S. 3115* sain.
plants greffés en serre 2 mois après écussonnage

Enfin des observations en serres ont été effectuées. Ellles portaient sur la reprise au greffage et la longueur de 25 jeunes plants mesurée à des dates échelonnées pour chacun des deux clones de *Robin* et de *Springtime* greffés sur le semis de pêcher homogène *GF 305* dans des conditions de nutrition, d'éclairage et de température bien homogènes.

La figure 3 montre les différences obtenues sur la croissance et sur les taux de reprise entre les clones sains et les clones malades des deux variétés étudiées.

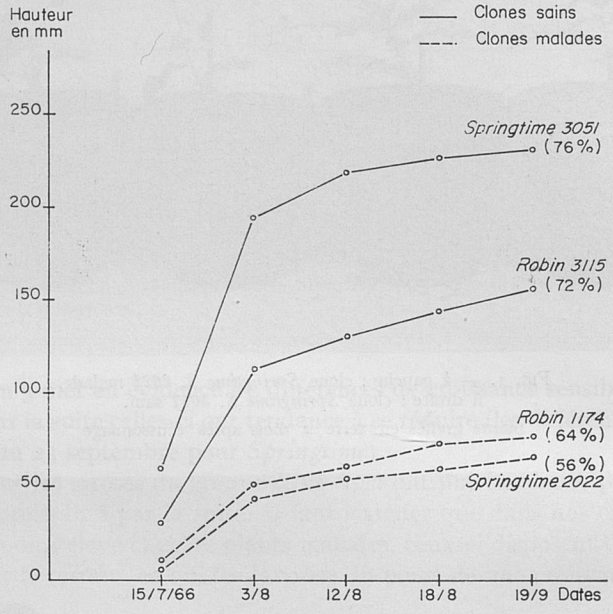


FIG. 3. — *Courbes de croissance et reprises obtenues en serre en 1966*
(Moyennes de 25 plantes)

En ordonnée : la longueur des plants en millimètres (moyenne de 25 plants).
En abcisse : les dates de mensuration (moyenne de 25 plants).
Entre parenthèses : le pourcentage de reprise pour chaque clone.

CONCLUSION

L'obtention par thermothérapie d'un clone du cultivar *Robin* indemne de virus du groupe *Ring-Spot* de virulence moyenne à partir d'un clone infecté, a pu être réalisée.

Tout en possédant l'ensemble des caractéristiques morphologiques du clone initial infecté, le clone indemne se montre supérieur en ce qui concerne deux propriétés importantes :

— la reprise du greffage à l'écusson est meilleure ;

— la vitesse et l'importance de la croissance de la pousse issue de l'écusson sont plus grandes.

Cette seconde propriété est sans doute l'indice d'une vigueur plus marquée.

La valeur de ces deux améliorations est certaine. Les principaux défauts reconnus au cultivar *Robin*, dont tous les clones multipliés commercialement sont infectés, consistent en effet, en sa mauvaise reprise au greffage à l'écusson et en sa vigueur insuffisante.

La cause profonde des améliorations observées à la suite de l'élimination de l'infection virale n'est pas connue. Il est toutefois possible d'émettre l'hypothèse que la présence de virus du groupe *Ring Spot* ralentit l'activité des méristèmes primaires et secondaires du végétal infecté.

La thermothérapie apparaît ainsi dans le cadre de l'amélioration des plantes comme une technique complémentaire de la sélection génétique et sanitaire.

Elle permet aussi de mieux prendre conscience de l'importance de la sélection conservatrice en particulier à l'encontre des maladies à virus.

La difficulté pratique de cette forme de sélection doit être soulignée, en particulier avec les virus transmis par le pollen comme ceux du groupe *Ring-Spot*.

Depuis 1962, la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière du Sud-Ouest a traité avec succès par thermothérapie quatre clones de pêcher et trois clones de pommier.

Reçu pour publication en janvier 1967.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. RIVES, Directeur, qui nous a permis d'utiliser la salle de thermothérapie de la Station de Recherches de Viticulture de la Grande-Ferrade.

SUMMARY

HEAT TREATMENT ON PEACH TREE

The heat treatment of the Peach variety *Robin* clone *S. 1174* contamined by virus disease of *Ring-Spot* group permitted the elimination of this disease.

After verification of sanitary state by index test and verification of main characters (leaves, flowers, fruits) of genotype, the new healthy clone present an improvement for :

— the grafting comportment on different rootstocks ;

— the vigour of the scions on different environments.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGRIOS G. N., 1961. Factors conductive to poor stock-scion union and viruslike symptom development in Dwarf Peach. *Diss. Abstr.*, **21**, 2848-2849.

CHAMBERLAIN E. E., ATKINSON J. D., HUNTER J. A., 1951. Plum Mosaic, a virus disease of Plum Peach and Apricot in New Zealand. *New Zeal. J. Sci. Technol., A.* **33**, 1, 16.

MARENAUD C., 1966. Incompatibilité de greffage induite par les viroses chez les arbres fruitiers. *Rev. Pathol. comp.*, **3**, 4-777 p. 258-262.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (1), 23-31.

ÉTUDE SUR L'ÉVOLUTION DE L'AZOTE AU COURS DE LA CROISSANCE DE LA TIGE PRINCIPALE DU BLÉ TENDRE

P. JONARD et M. ODENT

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles

SOMMAIRE

Une série d'essais, portant sur 3 ans, avait pour objet de mettre en évidence une différence éventuelle dans l'évolution de la quantité d'azote contenue dans la plante, en fonction de stades de l'épi bien définis et de phases de croissance délimitées par ces stades. Les résultats obtenus font apparaître une différence entre *Cappelle* et *Étoile de Choisy*, cette dernière variété, pour le milieu de Versailles, présentant au cours de la phase s'étendant de l'ovogenèse à la floraison et de ce dernier stade jusqu'à la maturité, une supériorité nette en ce qui concerne l'azote accumulé ainsi que la vitesse de migration de cet azote. Le rôle des racines adventives semble être important.

INTRODUCTION

Dans un mémoire précédent (1), nous avions donné les résultats obtenus et les conclusions formulées à la suite d'une série d'expériences entreprises de 1957 à 1960, relatives à la croissance de deux variétés de blé tendre, *Étoile de Choisy* et *Cappelle*, différentes par leur type de développement. Les échantillons ayant servi à déterminer le poids de matière sèche de la tige principale avaient été conservés en vue d'une détermination de la teneur en azote. Les résultats ainsi fournis serviront à compléter le premier travail et nous permettront d'apporter de nouveaux éléments quant à l'évolution de l'azote total, en quantité, dans la tige principale en voie de croissance.

(1) Étude comparative de la croissance de deux variétés de blé tendre, P. JONARD (*Ann. Amélior. Plantes*, 1964, **14**, 101-130).

De nombreux travaux concernant le métabolisme azoté des végétaux ont été publiés et, en 1949, une mise au point de MOYSE expose d'une manière synthétique les principaux faits observés et les hypothèses émises. Pour tous les auteurs cités, le souci majeur était surtout l'analyse des phénomènes de protéogénèse, la formation des acides aminés composant les protéines, sans tenir compte du comportement variétal pour les diverses espèces étudiées. Parmi les auteurs ayant étudié plus particulièrement le blé, il faut signaler BURSTRÖM dont les recherches ont porté sur l'assimilation des nitrates, PEARSALL qui a précisé les modalités d'évolution de l'azote dans les plantes du genre *Triticum*, et CHARCONNET-HARDING qui a montré l'importance de la floraison comme stade critique du blé. Ce dernier auteur a insisté sur les modifications manifestées dans les synthèses azotées (en particulier celle du tryptophane) à partir de la floraison. Enfin COÏC a souligné le rôle de l'azote dans la croissance de la plante de blé ; il a précisé notamment les moments d'utilisation maximum ayant une influence sur les composantes du rendement.

Notre propos n'est pas de nous placer à ce niveau et d'exposer une étude sur le métabolisme protidique mais de rechercher, à la lumière des diverses données recueillies, si l'on peut mettre en évidence des différences variétales dans l'accumulation et la redistribution de l'azote total au cours du cycle végétatif, sans nous attarder à l'aspect purement biochimique du phénomène.

La méthode expérimentale relative aux modes de prélèvement ayant été déjà décrite en détail dans une précédente publication (1), nous ne nous bornerons qu'à en rappeler les grandes lignes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les deux variétés utilisées, *Étoile de Choisy* et *Cappelle*, diffèrent par une série de caractères nettement tranchés dont le plus saillant est le type de développement. Les prélèvements faits à intervalles rapprochés ou, suivant les années, aux approches de la réalisation des stades caractéristiques étaient mis à sécher à l'étuve puis analysés. Trois années consécutives ont été retenues pour l'étude des résultats : 1957, 1958 et 1959. Leurs données climatiques présentaient des différences notables dont les plus importantes étaient la pluviosité excessive de 1958, la sécheresse et la forte insolation de 1959 ; 1957 se rapprochait d'une année dite « normale » pour le climat versaillais.

Les chiffres suivants donnent une idée de ces différences (tabl. 1).

TABLEAU I

Années	Nombre d'heures d'insolation	Pluviométrie en millimètres	Nombres de jours de pluie	Température journalière moyenne (°C)
1957	1 772	511	160	10,7
1958	1 642	729	170	10,2
1959	2 222	443	128	11,1
Normale de Versailles	1 870	595	158	10,3

(1) Étude comparative de la croissance de deux variétés de blé tendre, P. JONARD (*Ann. Amélior. Plantes*, 1964, **14**, 101-130).

Il faut souligner que les deux variétés, quelle que soit l'année, n'ont jamais présenté de carence en azote du fait du précédent (Luzerne), de la faible densité de semis (125 plantes au mètre carré) et des fumures abondantes qui leur avaient été dispensées. Le « manque » d'azote n'a donc jamais été un facteur limitant.

En vue d'éviter les fluctuations inévitables dues à la présence de jeunes organes en voie de croissance active, à des âges différents et en plus ou moins grande abondance, nous avons préféré à l'analyse de la plante entière, celle qui ne fait appel qu'à la tige principale, organe mieux défini que l'ensemble (tige plus talles).

La technique d'analyse chimique employée était la semi-microméthode de Kjeldahl ; 200 milligrammes de l'échantillon finement broyés avaient été minéralisés en présence de 8 à 10 centimètres cubes d'acide sulfurique, concentré et pur, et d'une pincée d'un mélange de catalyseur au Sélénium, constitué par :

une partie de sulfate de potassium cristallisé
une partie de sulfate de cuivre cristallisé
0,2 partie de sélénium

La distillation de l'ammoniaque était faite par entraînement à la vapeur d'eau. Le distillat était reçu dans une solution saturée d'acide borique, ce qui permettait le titrage acidimétrique direct par l'acide sulfurique N/10 en présence de deux gouttes de l'indicateur de Tashiro. La détermination de la teneur en eau de chaque lot était faite à l'aide de l'étuve semi-automatique «Brabender»

RÉSULTATS

Si l'on considère le taux d'azote contenu dans la tige principale, on constate que pour les trois années et pour les deux variétés, les courbes obtenues en partant

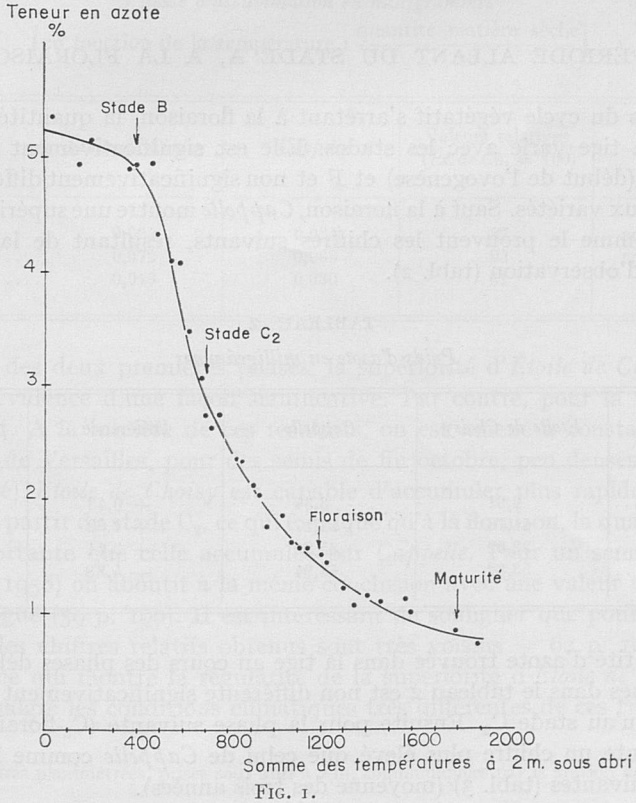


FIG. 1.

des divers points relevés au cours de la végétation, présentent sensiblement la même allure dont un exemple est fourni par la figure 1. Les différences annuelles essentielles, pour une variété, résident dans la plus ou moins forte teneur observée en fin de végétation et entre les variétés, par le taux d'azote plus élevé pour *Cappelle* lors de la maturité du grain (0,82 p. 100 contre 0,76 p. 100 pour *Étoile de Choisy*).

Un examen détaillé de la courbe montre que du stade A (début de la formation des ébauches florales) au stade B (début de la différenciation des glumes), la diminution de la teneur en azote est lente. A partir de ce dernier stade, elle devient très rapide et ne se ralentit qu'à partir de la floraison (F). Ceci correspond à la période la plus active de la croissance, celle où les besoins en éléments azotés paraissent les plus élevés.

Si l'on passe à l'étude de l'évolution de la quantité d'azote depuis le stade A jusqu'à la maturité, on observe que la courbe obtenue passe par un maximum se situant à la floraison, ce qui avait déjà été signalé par CHARCONNET-HARDING et PEARSALL. Ceci indique que, dès la floraison, une forte partie de l'azote soluble de la tige est mobilisée et migre vers l'ovaire où elle concourt à sa transformation en grain.

Pour serrer le problème de plus près, nous avons pensé qu'il serait utile d'en analyser le mécanisme en étudiant séparément les différentes phases ou périodes qui composent le cycle évolutif de la plante.

PÉRIODE ALLANT DU STADE A, A LA FLORAISON

Au cours du cycle végétatif s'arrêtant à la floraison, la quantité d'azote accumulée par la tige varie avec les stades. Elle est significativement différente aux stades A, C_2 (début de l'ovogenèse) et F et non significativement différente au stade B pour les deux variétés. Sauf à la floraison, *Cappelle* montre une supériorité sur *Étoile de Choisy* comme le prouvent les chiffres suivants, résultant de la moyenne des trois années d'observation (tabl. 2).

TABLEAU 2

Poids d'azote en milligrammes

Stades	*Étoile de Choisy*	*Cappelle*	Différence	Signification
A	2,91	3,34	+ 0,43	significatif.
B	11,16	12,17	+ 1,02	non significatif
C_2	32,09	35,20	+ 3,11	significatif
F	53,82	48,94	— 4,88	significatif

La quantité d'azote trouvée dans la tige au cours des phases délimitées par les stades indiqués dans le tableau 2 est non différente significativement entre les deux variétés jusqu'au stade C_2. Ensuite pour la phase suivante (C_2-floraison), *Étoile de Choisy* présente un chiffre plus élevé que celui de *Cappelle* comme le font ressortir les valeurs suivantes (tabl. 3) (moyenne des trois années).

Si pour ces mêmes phases, nous déterminons la vitesse d'accumulation (ou d'absorption) en fonction de la température (1), nous obtenons les chiffres suivants (tabl. 4).

TABLEAU 3

Quantité d'azote en milligrammes

Phases	*Étoile de Choisy*	*Cappelle*	Valeurs relatives (*Ét. de Ch.* = 100)	Signification
A-B	8,24	8,83	107	non significatif
B-C_2	20,94	23,02	109	non significatif
C_2-F	21,73	13,74	63	significatif

Ce tableau 4 montre pour les deux variétés, que c'est au cours de la phase B-C_2, c'est-à-dire celle qui voit s'effectuer le développement des organes sexués, que la vitesse d'accumulation est la plus élevée.

TABLEAU 4

Vitesse d'accumulation en milligrammes

$$\left(\text{en fonction de la température : } \frac{\text{quantité matière sèche}}{\varepsilon\theta}\right)$$

Phases	*Étoile de Choisy*	*Cappelle*	Valeurs relatives (*Ét. de Ch.* = 100)	Signification
A-B	0,024	0,021	87	non significatif
B-C_2	0,072	0,068	93	non significatif
C_2-F	0,049	0,030	61	significatif

Au cours des deux premières phases, la supériorité d'*Étoile de Choisy* ne peut être mise en évidence d'une façon significative. Par contre, pour la troisième elle l'est largement. A la lumière de ces résultats, on est amené à constater que dans les conditions de Versailles, pour des semis de fin octobre, peu denses (125 plantes au mètre carré) *Étoile de Choisy* est capable d'accumuler plus rapidement l'azote que *Cappelle* à partir du stade C_2, ce qui explique qu'à la floraison, la quantité trouvée soit plus importante que celle accumulée par *Cappelle*. Pour un semis plus tardif (15 novembre 1958) on aboutit à la même conclusion avec une valeur relative sensiblement analogue (59 p. 100). Il est intéressant de souligner que pour les 3 années d'expérience, les chiffres relatifs obtenus sont très voisins = 62 p. 100, 65 p. 100 et 57 p. 100, ce qui montre la régularité de la supériorité d'*Étoile de Choisy*, pour cette phase, malgré les conditions climatiques très différentes de ces trois années.

(1) Températures planimétrées, prises sous abri à 2 m, communiquées par la station de Bioclimatologie de Versailles.

Un essai d'explication de cette différence peut être recherché du point de vue anatomique. En effet, dès ou un peu avant le stade C_2, qui marque le début de l'ovogenèse, des racines adventives nommées parfois « racines d'ancrage » se développent au-dessus du premier entre-nœud, donc nettement au-dessus du plateau de tallage. Leur importance et leur grosseur semblent différer avec les variétés, sans que l'on puisse affirmer que ceci soit significatif car l'absence d'expériences systématiques ne permet pas, en l'état actuel, d'étayer ces observations.

On peut formuler l'hypothèse que si ces différences sont réelles, l'intervention de ces racines, qui sont plus grosses que celles du plateau de tallage, aurait une action décisive sur l'absorption de l'azote et que cela pourrait expliquer, en partie, les différences constatées entre les deux variétés pour la phase C_2-F. Ceci paraît vraisemblable puisque jusqu'à leur apparition, on ne constatait pas d'écart entre les deux blés étudiés ; on est donc tenté de porter au crédit de ces racines adventives, une action différentielle se traduisant par les écarts relevés pour la phase C_2-F.

PHASE DE LA FORMATION DU GRAIN

Nous avons déjà indiqué précédemment que de la floraison à la maturité la quantité d'azote contenue dans la tige, les feuilles et les pièces florales de l'épi va en décroissant, par suite d'une migration vers le grain. Celui-ci, en effet, au cours de son évolution, voit sa quantité d'azote augmenter régulièrement. Mais on constate que le bilan entre la perte et le gain n'est pas équilibré, car un apport venant des racines vient s'ajouter à celui de la tige. Si l'on fait le bilan, on constate cependant que la partie la plus importante provient de l'azote qu'a cédé l'organe végétatif, l'apport « extérieur » représentant, en moyenne, 25 à 29 p. 100 du poids total de l'azote des grains de l'épi. C'est donc, en définitive, l'ensemble tige, feuilles fonctionnelles et épi qui est le pourvoyeur le plus important en protéines pour l'ensemble des grains renfermés par l'épi. Les chiffres suivants soulignent cette action (moyenne de 3 années et 4 résultats, dont 1 en semis de novembre) (tabl. 5).

TABLEAU 5

Poids d'azote en milligrammes

Variétés	Perte d'azote de la tige	Poids d'azote pour les grains d'un épi	Valeurs relatives (poids d'azote du grain = 100) (%)
Étoile de Choisy	33,18	44,60	74,3
Cappelle	25,05	35,32	70,9

Une analyse des résultats collectés pour les trois années montre qu'en définitive le poids d'azote contenu dans le complexe : organe végétatif et grains à la maturité est sensiblement le même pour les deux variétés, la différence n'étant pas significative : 66 milligrammes pour *Étoile de Choisy*, 62 milligrammes pour *Cappelle*.

Si l'on ne retient que les semis d'octobre, le point le plus intéressant qui distingue les deux variétés réside dans la quantité d'azote cédée par l'organe végétatif et la vitesse de migration de celle-ci vers les grains de l'épi. Les valeurs indiquées dans le tableau 6 prouvent nettement la supériorité, dans les deux cas, d'*Étoile de Choisy*.

TABLEAU 6

Quantité d'azote en milligrammes

Poids d'azote cédé par l'organe végétatif (tige principale et pièces florales)			Vitesse de migration en fonction de la température	
Étoile de Choisy		*Cappelle*	*Étoile de Choisy*	*Cappelle*
Valeurs	32,10	25,58	0,044	0,034
relatives	125	100	129	100

L'examen de ces chiffres fait apparaître que l'ensemble tige, feuilles et épi d'*Étoile de Choisy* cède aux grains une quantité de protéines supérieure à celle que *Cappelle* peut fournir. Par ailleurs, la vitesse de migration en fonction de la température est nettement plus élevée pour *Étoile de Choisy*. L'expression « blé à bonne migration » trouverait donc sa confirmation dans ces résultats. On peut se demander si ce fait ne permet pas d'expliquer la grande fertilité de certaines variétés précoces, à croissance rapide, du type *Étoile de Choisy*. En effet, la corrélation entre le nombre de grains par épi et la vitesse de migration de l'azote est significative $r = 0{,}92$ (pour 10 résultats). Par contre, il n'existe pas de corrélation entre le poids de mille grains et la vitesse de migration ou la quantité d'azote cédée par l'organe végétatif.

Pour un semis plus tardif (15 novembre 1958) les résultats obtenus sont dans le même sens, avec un écart plus marqué entre les deux blés.

Nous avons indiqué, dans ce chapitre que l'organe végétatif ne fournissait pas à lui seul toute la quantité d'azote dont le grain avait besoin. L'autre partie, qui représente le quart ou le tiers du poids final paraît être fournie directement par les racines encore fonctionnelles, ce qui est vraisemblablement le cas des racines néoformées à partir du stade C_2 (racines d'ancrage). C'est ce que nous avons appelé « apport extérieur » pour le différencier, arbitrairement peut-être, de ce qui est cédé par la tige, les feuilles et les pièces florales de l'épi.

Le rôle du système radiculaire, en fin de végétation, serait donc important, à un moment où la feuille et l'épi auraient une action plus restreinte, consécutive à leur processus de dessiccation. Il ne faut pas oublier en outre, que d'après les essais sur blé, réalisés par BURSTRÖM en 1937 et cités par MOYSE, une partie des nitrates est transformée par les racines et notamment par l'assise pilifère.

A la suite des observations que nous avons pu faire, il ressort que quelques jours avant la maturité physiologique du grain, une arrivée tardive d'azote peut être enregistrée en particulier pour *Étoile de Choisy*. A ce sujet on note entre les deux variétés, pour les conditions de l'essai et sous le climat de la station, une différence accentuée. Dans ces conditions, si l'on compare le poids final d'azote absorbé par

les grains d'un épi et la perte de l'organe végétatif, 5 à 8 jours avant la maturité, on constate que pour *Étoile de Choisy* il y a encore accumulation d'azote « extérieur » alors que pour *Cappelle*, ce phénomène ne se retrouve pas. Au contraire, on observe pour cette dernière variété des valeurs négatives qui sembleraient prouver que *Cappelle*, pour des causes à préciser, ne céderait pas toujours à ce moment vers le grain, tout l'azote qui est encore disponible. Le tableau 7 met en évidence ce comportement différent.

TABLEAU 7

Poids d'azote en milligrammes

	Accroissement en azote des grains d'un épi	Perte en azote de l'organe végétatif	Différence constituant « l'apport extérieur »	Accumulation journalière « apport extérieur »
Étoile de Choisy pour la période du :				
3-7 au 6-7 (maturité 6-7) 1957	4,5	2,7	+ 1,8	0,60
7-7 au 15-7 (maturité 15-7) 1958	11,7	6,7	+ 5,0	0,62
30-6 au 6-7 (maturité 6-7) 1959	8,5	5,1	+ 3,4	0,56
Cappelle pour la période du :				
11-7 au 17-7 (maturité 17-7) 1957	2,1	3,2	— 1,1	0
18-7 au 27-7 (maturité 27-7) 1958	9,7	10,0	— 0,3	0
10-7 au 15-7 (maturité 15-7) 1959	3,0	5,2	— 2,2	0

Il est possible que pour d'autres conditions, ces résultats ne soient pas confirmés. Il serait intéressant de voir si, pour d'autres régions, le comportement de ces deux variétés ne serait pas modifié et en particulier si l'action des parasites du sol tels que les piétins ou le *Fusarium*, ne serait pas décisive dans ce comportement.

CONCLUSION

Des divers faits exposés ci-dessus, on peut conclure que le métabolisme azoté des variétés paraît intimement lié au type de développement pour un milieu déterminé. Du début de la période de reproduction jusqu'au stade de l'épi correspondant à la formation de l'ovule, les écarts entre l'évolution du poids d'azote pour les deux blés sont nuls et ce n'est qu'après ce stade que l'on constate une différence. Il semble, mais cela demande à être confirmé, que l'apparition de racines adventives (racines d'ancrage) provoque chez les blés étudiés, des comportements différents liés soit à leur nombre, soit à la rapidité de leur fonctionnement, soit à leur diamètre. A partir de ce moment, *Étoile de Choisy* s'écarte nettement de *Cappelle*.

Le point le plus intéressant semble être la différence de vitesse de migration de l'azote entre les deux variétés. Cette vitesse paraît commander la fertilité de l'épi.

A ce point de vue, les variétés précoces, à croissance rapide, sont particulièrement avantagées. Cette fertilité est surtout liée à la possibilité de présenter, par épillet, un ou deux grains supplémentaires, ce qui compense souvent leur faible aptitude à donner de nombreux épillets par épi. Enfin, l'état fonctionnel des racines (de tallage ou adventives) paraît différer avec le type de développement. Il reste à prouver que ceci est lié d'une façon indiscutable à ce dernier caractère.

Du point de vue de la sélection, il serait intéressant d'étudier le comportement des diverses variétés afin de voir si les différences variétales sont constantes dans un milieu donné en ce qui concerne l'émission de racines d'ancrage et voir si celles-ci ne sont pas favorisées par certains traitements : fumures, densité de semis, date de semis. En toute hypothèse, la recherche d'un tel caractère dans les hybrides obtenus est une opération recommandable, ne serait-ce que comme facteur d'augmentation de la résistance à la verse et dans une certaine mesure, pour atténuer les effets d'une attaque de Piétin-verse.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

STUDY OF THE CHANGES IN THE NITROGEN CONTENT OF THE MAIN STEM OF SOFT WHEAT DURING GROWTH

Study of the changes in the nitrogen content of the stem, leaves, ear and grain on the main stem of two soft wheat varieties of different developmental type, *Cappelle* and *Étoile de Choisy*, has shown up considerable differences between these varieties. Examination at determinable stages of ear development showed that up to the beginning of ovogenesis there was no significant difference between the two, but that afterwards the variety *Étoile de Choisy* with its earlier development had a higher nitrogen content. The rate of nitrogen accumulation, which hardly differed up to ovogenesis, increased more for the early variety. These differences seem to be linked with the appearance of adventitious roots which occur on the internode, situated immediately below the tillering plateau. With *Étoile de Choisy*, moreover, the quantity and rate of nitrogen migration towards the grain were greater, and it appears that whereas for *Étoile de Choisy* this migration was still sizeable 5 to 8 days before physiological maturity of the grain, for *Cappelle* it had ceased by this time.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

PEARSALL W. H., 1949. Le métabolisme azoté dans les plantes. *Endeavour*, **8**, 99-105.

CHARCONNET-HARDING F., 1950. Étude sur le Tryptophane. II. Les conditions de synthèse chez les végétaux. *Arch. Sci. physiol.*, **4-5**, 47-53.

MOYSE A., 1951. Le métabolisme protidique des plantes. *Année biol.*, **27**, 161-195 et 649.-682

COÏC Y., 1960. Les bases physiologiques de la nutrition et de la fertilisation rationnelle du Blé. *Progressive Wheat production*, Genève, 95-115.

COÏC Y., 1964. Comportement et composition minérale des organes à la récolte de deux blés durs et d'un blé tendre. Influence de la nutrition azotée tardive et de la sécheresse. *Ann. Physiol. vég.*, **6** (2), 83-90.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (1), 33-66.

LES PROBLÈMES D'AMÉLIORATION CHEZ *ASPARAGUS OFFICINALIS* L.

I — Biologie et amélioration

Lucette THÉVENIN
avec la collaboration technique de G. Teisseire et G. Vanborren

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles

SOMMAIRE

L'amélioration de l'espèce *Asparagus officinalis* L. se heurte à des difficultés d'ordre biologique dont les principales sont liées à la séparation des sexes chez les individus et à la physiologie de l'appareil végétatif.

— L'état actuel des connaissances concernant ces deux caractères, et les observations effectuées par l'auteur sont exposés.

— Les divers aspects du programme d'amélioration et les méthodes utilisables sont ensuite discutés en fonction de la biologie de l'espèce.

INTRODUCTION

Bien qu'elle soit consommée depuis l'antiquité l'Asperge est mal connue et peu améliorée, tant en France qu'à l'étranger. Ce retard par rapport aux autres espèces cultivées est dû à la superposition, chez l'Asperge, de 2 caractères dont chacun, à lui seul, représente pour le sélectionneur une difficulté : l'espèce est à la fois dioïque et pérenne ; dans les conditions naturelles, son cycle de reproduction dure 2 ans, elle ne devient exploitable que 4 ans après le semis et est exploitée pendant 6 à 12 ans. On ne peut donc s'étonner que la connaissance de l'espèce ait progressé très lentement et que les premiers travaux entrepris aient porté de préférence sur les méthodes de culture plutôt que sur l'aspect génétique ou biologique des problèmes de sélection. Diverses publications, parues en Europe et aux U. S. A. depuis une quarantaine d'années, témoignent du souci d'amélioration du rendement et de la précocité par

le choix plus judicieux de la fertilisation, de l'écartement et de la profondeur de plantation, mais ces travaux n'aboutissent pas toujours à des conclusions précises.

En ce qui concerne la biologie et la génétique de l'espèce, les travaux sont rares jusqu'en 1950. Diverses études de ROBBINS et JONES (1925, 1926, 1928) sont à retenir ainsi que celle de FLORY (1932). D'après FLORY, la plupart des populations actuelles seraient à peu près semblables à celles qui étaient cultivées il y a deux mille ans. Le type original serait, selon ROBBINS et JONES (1928), la population *Purple Dutch* qui aurait pris en France au XIXe siècle le nom d'*Argenteuil* et qui, introduite dans le Nouveau Monde, aurait donné les populations *Connover's Colossal, Palmetto, Columbian, Mammoth white,* etc. Cette origine commune explique que les populations actuellement cultivées ne diffèrent guère entre elles que par des caractères quantitatifs. Le seul caractère qualitatif ayant fait l'objet d'un essai de sélection est la résistance à la rouille (*Puccinia asparagi* DC). dont NORTON entreprit la recherche dès 1906. Ses travaux ont abouti à la création de nouvelles populations *Mary Washington* et *Martha Washington* dont la résistance s'est atténuée rapidement sans qu'il soit possible de préciser s'il y a eu évolution du parasite ou des populations d'Asperge. Il ne semble pas que d'autres études génétiques aient été publiées avant 1940, bien que les facteurs du rendement et leur transmission aient été étudiés en particulier aux États-Unis et aux Pays-Bas.

Successivement NORTON (1913) à l'occasion de ses recherches sur la résistance à la rouille puis HUCHEL (1931) et HANNA (1934) ont signalé la grande variabilité des plantes pour le rendement, la précocité et les caractères des turions (1) (poids moyen, calibre, forme, couleur et aspect des pointes) chez les populations américaines. Cette hétérogénéité des plantations, à nouveau mentionnée par THOMPSON et ROBB (1946), CURRENCE (1947), ASTREGO (1951) est probablement le principal obstacle auquel se sont heurtés tous les chercheurs depuis NORTON. Cinquante ans plus tard, elle constitue encore en Europe la caractéristique majeure des plantations actuelles : BANNEROT (1963) signale, chez une population de 334 plantes, que les meilleurs individus (représentant 10 p. 100 des effectifs) produisent à eux seuls 20 p. 100 du rendement total alors que les moins bons (soit 25 p. 100 des effectifs) produisent seulement 10 p. 100 du rendement total. Nous avons observé en Sologne la production par pied de 17 populations (obtenues chacune par hybridation entre deux plantes de type *Argenteuil*), comptant chacune au moins 100 individus et exploitées depuis au moins 2 ans. Dans chaque population, le coefficient de variation individuelle a été calculé, respectivement pour le rendement, le nombre de turions et le calibre moyen des turions par pied (tabl. 1).

Chez les 17 populations et pour les 3 caractères considérés, la variabilité individuelle est considérable. Il est probable que les différences génotypiques entre plantes ne sont pas seules responsables de cette hétérogénéité et que des facteurs externes y participent également, mais il est, pour l'instant, impossible de préciser quelles sont, dans cette hétérogénéité, les parts imputables respectivement à chacune des deux composantes.

On peut seulement constater que l'extrême variabilité des populations cultivées, pour les caractères mesurables, constitue actuellement un aspect important de l'espèce, aspect dont il faut tenir compte au cours des travaux de sélection. D'autre part,

(1) Les « turions » sont les jeunes tiges consommées sous le nom courant d'« asperges ».

la biologie très particulière de l'Asperge pose de nombreux problèmes qui sont autant d'obstacles à l'aboutissement rapide d'un programme d'amélioration. Elle mérite d'être exposée en détail puisque notre programme n'a pu être conçu qu'en fonction de cette biologie.

TABLEAU I

Coefficients de variation individuelle $\left(Cv = \frac{100\ s}{\overline{m}}\right)$ *observés pour 3 caractères sur 17 populations du type* Argenteuil *en 1966*

N° des populations	Valeur des coefficients de variation individuelle		
	Rendement/pied	Nombre de turions/pied	Calibre moyen des turions/pied
H 2	61	57	28
H 4	75	72	33
H 4 *bis*	80	69	41
H 8	60	51	32
H 9	72	58	46
H 10	62	54	35
H 11	92	86	45
H 12	79	71	32
H 13	66	61	37
H 14	84	70	44
H 15	81	64	41
H 25	59	60	33
H 27	87	83	49
H 31	55	53	29
H 32	85	75	47
H 32 *bis*	73	67	43
H 33	62	54	34
Cv pour l'ensemble des 17 populations	85	76	42

s = écart type de la population
$\overline{m}$ = moyenne.

I. — PROBLÈMES POSÉS PAR LA BIOLOGIE DE L'ESPÈCE

Les caractères de l'espèce ont été étudiés par divers auteurs dont les opinions sont parfois divergentes sur des points de détail qui seront signalés au passage.

A. — La dioecie

L'intérêt biologique que revêt, de façon générale, la connaissance du déterminisme du sexe et de ses éventuelles modifications, se double, dans le cas de l'Asperge, d'un intérêt pratique en raison des possibilités de progrès vers l'homozygotie

que peut offrir l'autofécondation chez cette espèce habituellement dioïque et exceptionnellement monoïque. C'est pourquoi nous avons tenté de rassembler ici toutes les données actuelles des problèmes posés par la sexualité de cette plante.

1° *Biologie florale et sexualité*

L'Asperge est une espèce généralement dioïque. En 1878 BREITENBACH signale le polymorphisme des fleurs et considère, à cette époque, l'espèce comme « trioïque » en raison de l'existence d'individus dont les fleurs portent simultanément les organes des deux sexes complètement développés. Par la suite, l'espèce est considérée unanimement comme dioïque, ou subdioïque (CORRENS, 1927) (FLORY, 1932) car les individus bisexués ne se rencontrent qu'exceptionnellement. La description des fleurs mâles et des fleurs femelles ne fait, en principe, l'objet d'aucune controverse : les fleurs mâles ont 6 étamines bien développées et un pistil dont toutes les pièces sont réduites, les fleurs femelles ont un pistil bien développé, de type 3, et 6 étamines rudimentaires blanchâtres. Mais l'existence de fleurs morphologiquement intermédiaires rend délicate la discrimination du sexe de certaines plantes et a donné lieu à des interprétations diverses. NORTON (1913) observe une plante dont les fleurs pourvues d'étamines et dépourvues de stigmate ont produit de petites baies contenant chacune une seule graine à tégument incomplet. LEWITSKY (1924), étudiant l'évolution des organes des 2 sexes au cours du développement des fleurs, conclut que toutes sont potentiellement hermaphrodites et que les organes de l'un des deux sexes avortent ensuite sous l'effet de conditions internes et externes conjuguées. ROBBINS et JONES (1925) décrivent 5 types de fleurs : à pistil développé fortement (type 1), à pistil développé faiblement (type 2), hermaphrodites (type 3), à étamines développées faiblement (type 4), à étamines développées fortement (type 5) et signalent qu'une même plante peut porter à la fois les types 1 et 2 ou bien les types 4 et 5. SHOJI et NAKAMURA (1928) considèrent que seules les plantes porteuses d'étamines présentent un développement variable des pièces de l'autre sexe. FLORY (1932) rejoint ces conclusions : des mensurations effectuées sur les pièces florales confirment l'existence de 3 types de fleurs à étamines dans lesquels le développement du pistil serait inverse de celui des étamines. Par la suite SNEEP (1953), HUYSKES et SNEEP (1962), VAZART (1959) tentent d'apporter des précisions sur la morphologie florale de l'Asperge et ses rapports avec la sexualité. Nos observations personnelles, portant sur des populations de type *Argenteuil*, nous permettent de distinguer (fig. 1) :

1. Les fleurs femelles portant un pistil bien constitué, à stigmate trilobé et 6 étamines rudimentaires blanches.

2. Les fleurs de type hermaphrodite portant un pistil de taille comparable à celui des fleurs femelles (et morphologiquement bien constitué) et 6 étamines jaunes (contenant du pollen), en tous points comparables à celles des fleurs mâles.

3. Les fleurs de type mâle ou intermédiaire portant un pistil plus ou moins réduit (ovaire de petite taille, style raccourci ou nul, stigmate uni- ou bilobé, réduit à quelques papilles, ou nul), et 6 étamines jaunes contenant du pollen.

Les plantes qui portent des fleurs femelles n'en portent pas d'autres, encore

qu'il soit difficile d'être absolument affirmatif en raison du nombre élevé de fleurs apparues sur chaque individu.

La même constatation est valable pour les plantes porteuses de fleurs hermaphrodites.

FIG. 1. — *Divers types de fleurs* (× 6)
De gauche à droite :
une fleur de type 1 : femelle
une fleur de type 2 : hermaphrodite
trois fleurs de type 3 : andromonoïques ou mâles

Par contre, sur certaines plantes portant des fleurs de type 3, le développement du pistil est variable d'une fleur à l'autre. Il varie ainsi d'une période à l'autre de la floraison et peut même, dans les cas extrêmes, aboutir à la présence de quelques fleurs de type 2.

La production de baies et de graines ne paraît pas liée de façon absolue à la morphologie des fleurs sauf dans le cas des plantes portant les fleurs de type 1. Ces plantes femelles produisent des baies contenant de 3 à 6 graines chacune. Dans certains cas exceptionnels, nous avons observé jusqu'à 11 graines et assez souvent 7 à 8 dans une baie. Pour les plantes adultes de bonne fécondité la production moyenne de graines dans nos champs est de l'ordre de 10 000 graines par pied mais nous avons dénombré jusqu'à environ 30 000 graines sur une plante.

Les plantes dont les fleurs sont du type 2 portent souvent de petites baies contenant en général une seule graine. Quelquefois, ces graines ont un tégument incomplet, ce qui leur confère un aspect panaché noir et blanc caractéristique. Le nombre de graines formées est très variable selon les individus. Il peut varier de 1 ou 2 à plusieurs milliers. Nous en avons observé jusqu'à 5 570 sur une plante particulièrement féconde. La présence d'étamines bien développées à la base des baies (fig. 2) montre toutefois que ces fruits ne proviennent pas de fleurs femelles (fig. 3) apparues parmi les fleurs du type 2. Les plantes porteuses de telles baies peuvent être qualifiées d'hermaphrodites. L'origine des graines panachées sur ces individus est en cours d'étude. Chez d'autres individus porteurs de fleurs du type 2, la nouaison

ne se produit pour aucune fleur. Nos essais pour tester la fertilité des organes mâles et femelles de ces fleurs ont permis de constater que le pollen féconde des fleurs femelles normales alors que la fécondation de l'ovaire n'est pas possible même par

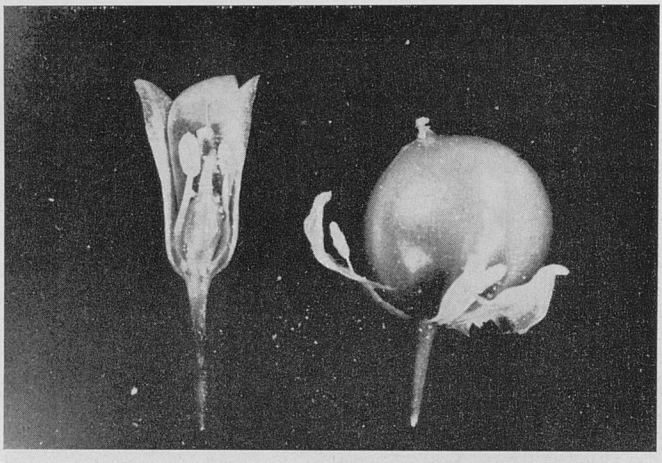


FIG. 2. — *Fleur et baie de type 2* (×4,7)
Gynécée complet. Étamines visibles à la base de la baie

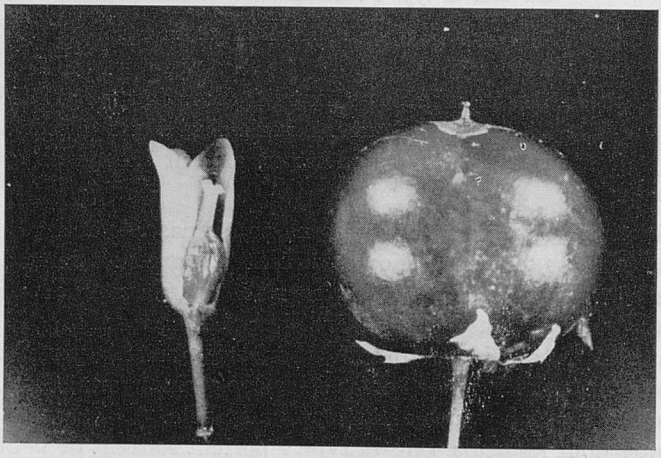


FIG. 3. — *Fleur et baie de type 1* (×4,7)
Pas d'étamines

un pollen étranger. Il semble donc que chez ces plantes, la stérilité soit d'origine femelle, ce qui est également l'opinion de VAZART (1959). Les plantes à fleurs hermaphrodites non productrices de baies se comportent finalement comme de simples individus mâles.

Les plantes porteuses de fleurs du type 3 peuvent être classées en 2 catégories selon qu'elles produisent ou non des fruits. En effet, malgré la conformation anormale

du stigmate rudimentaire, observée dans la plupart des cas, la fécondation se produit probablement sur quelques fleurs, chez certains individus qui donnent des baies. Le nombre de graines obtenues varie en général de quelques unités à quelques centaines. Nous en avons observé jusqu'à 440 sur une même plante. Les baies sont petites et contiennent, le plus souvent, une seule graine panachée ou non (c'est sans doute ce type de fleurs qu'a observé NORTON). Il paraît certain que ces baies proviennent bien de fleurs du type 3 et non de fleurs femelles ou hermaphrodites apparues en mélange sur les rameaux, d'une part en raison de la présence d'étamines à la base des fruits, d'autre part parce que les baies issues de fleurs hermaphrodites portent les reliquats du pistil et du stigmate, très visibles pendant longtemps (fig. 2) alors que les baies formées à partir de fleurs du type 3 ne portent que des reliquats très réduits, à l'image du style et du stigmate originels (fig. 4). On est

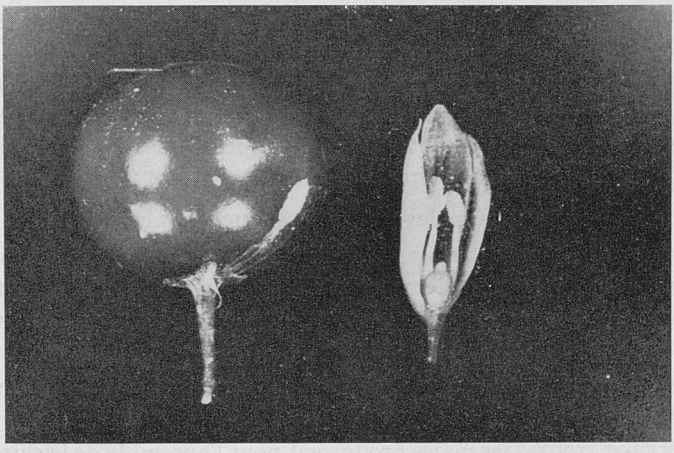


FIG. 4. — *Fleur et baie de type 3* (×4,7)
Gynécée incomplet. Étamine visible à la base de la baie

donc en présence d'une forme de plante monoïque dont les fleurs se rapprocheraient du type mâle. Il paraît logique d'appeler ces plantes « andromonoïques » pour les distinguer des plantes hermaphrodites porteuses de fleurs contenant sous leur forme parfaite les organes des deux sexes Dans la plupart des cas cependant, les plantes porteuses de fleurs du type 3 ne produisent pas de fruits. Ce sont les plantes mâles. Il est impossible de les déterminer par le seul examen morphologique des fleurs : seule l'apparition ou la non apparition de baies sur une plante portant des fleurs du type 3 permet de classer cette plante comme andromonoïque ou comme mâle. Il faut signaler que la production de baies par les fleurs de type 3 n'est pas constante d'une année à l'autre et ne se produit pas forcément dès la première floraison. Il est donc possible qu'une plante considérée comme mâle devienne tout à coup andromonoïque et qu'une plante andromonoïque se comporte, certaines années, comme une plante mâle banale.

Dans leur ensemble, ces observations s'accordent avec celles de SNEEP (1953) et de VAZART (1959). Toutefois, la production de baies à partir de fleurs du type 3 n'a pas retenu l'attention de ces auteurs. SNEEP désigne sous le terme « andromo-

noïques » les individus porteurs de fleurs hermaphrodites et ne mentionne pas la possibilité d'apparition de baies à partir de fleurs du type 3. D'autre part l'existence, signalée par VAZART, de plantes comportant à la fois des rameaux munis de fleurs femelles et des rameaux munis de fleurs bisexuées paraît contestable : nous avons eu, à diverses reprises, au cours de nos observations, l'occasion de rencontrer des plantes qui paraissaient porter des rameaux de sexes différents. Chaque fois, nous avons vérifié, après avoir déraciné la plante, qu'il s'agissait de 2 individus imbriqués, mais distincts, issus peut-être d'embryons jumeaux ou simplement accolés par erreur lors de la plantation. Cette constatation rejoint d'ailleurs les conclusions de SNEEP.

2° *Caractères sexuels secondaires*

Les différences morphologiques et physiologiques relevées entre les fleurs des individus mâles et femelles sont seules utilisables pour la discrimination des sexes car l'appareil végétatif ne présente pas de caractères nettement distincts chez les mâles et les femelles. Des observations effectuées par divers auteurs permettent de conclure que certains caractères quantitatifs se situent à des niveaux différents dans les deux sexes. Citons pour mémoire les résultats suivants :

— TIEDJENS (1925) : les mâles ont une production plus forte que les femelles.

— ROBBINS et JONES (1925) : les mâles expriment leur sexe plus tôt que les femelles, leur première pousse fleurie est moins haute que celle des femelles ; ils produisent plus de tiges au cours des premières années et leur supériorité de production est plus marquée en début qu'en fin de récolte.

— SNEEP (1953) : les calibres des turions sont plus faibles chez les mâles que chez les femelles.

— BANNEROT (1963) : les mâles produisent pour l'ensemble de la saison 132 p.100 de la production des femelles (moyenne de 4 populations commerciales). Ce pourcentage passe à 185 si l'on considère les récoltes de début de saison et n'est plus que de 116 en fin de saison, ce qui peut s'expliquer par une plus grande précocité des mâles. Pour l'ensemble de la saison, la supériorité des mâles sur les femelles varie selon les populations.

Les différences observées entre pieds mâles et femelles sont sans doute en partie responsables des importantes variations individuelles mentionnées plus haut. C'est pourquoi nous avons séparé dans nos essais les groupes mâles et femelles : on aboutit ainsi au tableau 2. Les chiffres, obtenus sur les hybrides de type *Argenteuil* déjà mentionnés dans le tableau 1, résultent de l'observation de 3 caractères :

a) le rendement individuel (représenté par des coefficients de production qui sont fonction de la somme des calibres des turions produits et sensiblement proportionnels au poids de récolte : 1 unité = environ 8 grammes),

b) le nombre de turions produits par chaque plante ;

c) le calibre moyen par pied des turions récoltés (les calibres sont représentés par des indices proportionnels à la surface de section des turions : 1 unité = 50 mm²).

De l'examen de ces chiffres, il ressort que les rendements par plante et les nombres de turions récoltés sont significativement plus élevés chez les mâles que

chez les femelles dans presque toutes les populations. Par contre, les calibres moyens ne sont significativement différents que chez 5 des 17 populations étudiées. Les couples d'observations significativement différents chez les mâles et chez les femelles sont marqués d'un astérisque.

TABLEAU 2

Production en 1966 de 17 hybrides de type Argenteuil
(Valeurs de $\overline{m} \pm t_{0,05} S_{\overline{m}}$ par sexe)

N° des populations	Effectifs vivants		Rendement par plante		Nombre de turions par plante		Calibre moyen des turions par plante	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
H 2	98	105	*97 ± 7,2	*41 ± 5,2	*14,9 ± 1,0	*6,9 ± 0,8	*6,6 ± 0,2	*5,7 ± 0,4
H 4	52	40	*91 ± 13,0	*29 ± 5,8	*11,0 ± 1,6	*3,8 ± 1,4	8,4 ± 0,6	7,3 ± 1,0
H 4 *bis*	47	48	*77 ± 12,6	*27 ± 5,0	*10,7 ± 1,6	*4,8 ± 0,8	*7,0 ± 0,6	*5,5 ± 0,8
H 8	50	49	56 ± 8,4	42 ± 8,0	*9,6 ± 1,2	*6,7 ± 1,0	5,5 ± 0,4	5,8 ± 0,6
H 9	57	41	29 ± 5,8	27 ± 5,2	*6,7 ± 1,0	*4,8 ± 0,8	*3,8 ± 0,4	*5,2 ± 0,6
H 10	96	71	*63 ± 7,0	*41 ± 6,2	*10,3 ± 1,0	*6,6 ± 0,8	5,8 ± 0,4	5,9 ± 0,6
H 11	49	51	*80 ± 12,0	*14 ± 4,2	*18,9 ± 2,4	*4,1 ± 1,0	*4,1 ± 0,7	*2,6 ± 0,4
H 12	47	51	*79 ± 10,6	*23 ± 3,8	*13,7 ± 1,6	*4,5 ± 0,6	5,7 ± 0,4	4,8 ± 0,6
H 13	49	50	*83 ± 11,6	*37 ± 5,8	*11,5 ± 1,4	*5,4 ± 0,8	7,3 ± 0,6	6,9 ± 0,8
H 14	52	42	*40 ± 6,4	*13 ± 4,2	*7,2 ± 1,0	*3,0 ± 0,6	*5,4 ± 0,4	*3,9 ± 0,6
H 15	52	48	*44 ± 8,4	*22 ± 5,4	*9,0 ± 1,2	*4,7 ± 0,8	4,4 ± 0,4	3,9 ± 0,6
H 25	46	51	*31 ± 5,0	*21 ± 3,4	*7,0 ± 1,0	*4.1 ± 0,6	4,4 ± 0,4	5,0 ± 0,4
H 27	44	47	*27 ± 6,2	*16 ± 4,2	3,9 ± 0,8	2,2 ± 1,0	6.2 ± 0,8	6,0 ± 1,0
H 31	47	46	*41 ± 4,6	*26 ± 5,2	*8,0 ± 0,8	*5,0 ± 1,0	5,1 ± 0,4	5,2 ± 0,6
H 32	50	48	*26 ± 5,4	*14 ± 3,4	*4,7 ± 0,8	*2,6 ± 0,6	5,1 ± 0,6	4,7 ± 0,8
H 32 *bis*	71	67	*25 ± 3,6	*15 ± 3,0	*5,1 ± 0,6	*2,8 ± 0,4	4,5 ± 0,4	4,9 ± 0,6
H 33	51	48	*33 ± 5,0	*21 ± 3,8	*6,1 ± 0,8	*3,9 ± 0,6	5,2 ± 0,4	5,3 ± 0,6
Moyenne générale	958	903	*56 ± 2,5	*26 ± 1,4	*9,6 ± 0,4	*4,7 ± 0,2	5,6 ± 0,1	5,3 ± 0,2

Les astériques indiquent les couples de moyennes présentant des différences significatives entre mâles et femelles.

$\overline{m}$ = moyennes,
t = critère de Student,
$S_{\overline{m}}$ = écart-type de la moyenne.

Quelques autres caractères sexuels secondaires ont été étudiés par divers auteurs :

Ghisleni (1958) trouve que les griffes (1) mâles auraient à la plantation un poids moyen supérieur à celui des griffes femelles alors que le poids des griffes hermaphrodites se situerait entre les deux. De même le nombre moyen de racines par griffe serait plus élevé chez les mâles que chez les femelles et intermédiaire chez les hermaphrodites.

(1) La « griffe » est constituée par le rhizome et les racines.

La longévité serait plus grande chez les mâles d'après YEAGER et SCOTT (1938) et chez les femelles d'après TIEDJENS (1925).

Enfin, des différences de composition chimique paraissent exister entre mâles et femelles (SUGAWARA, 1948, JIYIMA, 1951).

Aucun de ces caractères n'est exploitable pour permettre la détermination précoce du sexe longtemps avant sa floraison. Par contre, les renseignements concernant les différences de rendement et de précocité sont importants dans le domaine pratique. La supériorité de rendement des mâles soulignée, après TIEDJENS, par la plupart des auteurs est évaluée, selon les cas, entre 20 et 50 p. 100. L'intérêt que pourraient présenter des plantations entièrement composées d'individus mâles n'a pas échappé aux sélectionneurs. Mais la détermination du sexe des griffes avant le stade de la floraison (pour ne choisir que des mâles) présente des difficultés malgré les travaux de HAYASE et KOMACHI (1954) qui préconisent l'utilisation du chlorate de potasse, toxique pour les femelles et non pour les mâles. RICK et HANNA, exposant en 1943 leur théorie du déterminisme du sexe et ses conséquences, ont apporté une contribution importante à l'établissement par SNEEP (1953) d'un programme d'amélioration fondé sur la recherche de populations entièrement mâles.

3° *Déterminisme des formes sexuelles*

Selon la plupart des auteurs les formes sexuelles apparaissent, dans les populations commerciales, avec une fréquence sensiblement égale pour les mâles et les femelles. Seul MALHOTRA signale en 1930 un taux de 1 mâle pour 2 femelles.

Les formes bisexuées apparaisssent d'après SNEEP, avec une fréquence de l'ordre de 0 à 2 pour 100 mâles soit environ 0 à 1 p. 100 de l'ensemble des plantes. Mais SNEEP signale que cette proportion est très variable selon les lots considérés.

L'observation de plantes appartenant à 13 populations commerciales d'origines diverses nous permet d'établir le tableau 3.

Les chiffres exposés permettent de conclure que la répartition des plantes entre sexe mâle et sexe femelle peut correspondre à la distribution 1-1 dans tous les cas et que l'ensemble des populations observées est homogène pour cette répartition.

D'autre part, le nombre de plantes bisexuées rencontrées est très bas : la proportion de ces plantes se situe au voisinage de 1 p. 1 000. L'observation des descendances de ces plantes exceptionnelles mérite quelques commentaires. RICK et HANNA (1943), considérant seulement les proportions de « mâles » et de « femelles » dans les descendances de plantes bisexuées autofécondées, trouvent 3 mâles pour 1 femelle et donnent de ces chiffres l'interprétation suivante : « La base génétique du sexe peut être symbolisée par M*m* pour une plante mâle et *mm* pour une femelle. Un croisement *mm* × M*m* produit donc le même nombre de mâles M*m* et de femelles *mm*... Les fleurs bisexuées ont une structure qui entraîne dans la plupart des cas l'autofécondation (représentée par M*m* × M*m*). La descendance est alors composée de 1 MM, 2 M*m*, 1 *mm*. Puisque les plantes MM et M*m* sont mâles, les 3/4 de la descendance seront mâles et 1/4 seulement est femelle. »

A partir de cette idée, SNEEP (1953) écrit : « Les plantes MM sont très importantes. Croisées avec une femelle normale (*mm* × MM → M*m*), elles produisent une F_1 entièrement constituée de plantes M*m*, c'est-à-dire de plantes mâles. »

Expérimentalement, SNEEP a vérifié l'existence de plantes MM donnant des descendances entièrement mâles. Ces plantes ne présentent phénotypiquement aucune différence avec les M*m* et ne peuvent être repérées que par la composition de leur descendance en croisement avec une plante femelle.

TABLEAU 3

Répartition des formes sexuelles chez 13 populations commerciales d'origines diverses

N° des populations	Effectif observé	Répartition des effectifs			χ^2 (1 : 1)	P
		Mâles	Bisexués	Femelles		
1	333	178		155	1,588	> 0,20
2	318	163	2	154	0,255	> 0,50
3	343	162		181	1,052	> 0,30
4	281	150		131	1,284	> 0,20
5	290	144	2	144	0	= 1
6	335	163		172	0,241	> 0,50
7	325	166		159	0,150	> 0,90
8	343	176		167	0,236	> 0,50
9	333	165		168	0,027	> 0,80
10	329	176		153	1,607	> 0,20
11	304	174		130	6,368	< 0,05
12	352	173		179	0,102	> 0,70
20	142	79		63	1,802	> 0,10
Total	4 029	2 069	4	1 956	14,712	

Ces χ^2 sont établis pour l'hypothèse de répartition « mâles-femelles » 1 : 1.
Test d'homognénéité : $\chi^2 = 13{,}238 \rightarrow P > 0{,}30$.

Au cours de nos observations, nous avons tenté d'étudier les descendances de diverses plantes bisexuées de type hermaphrodite et de type andromonoïque. Les observations portent non seulement sur le nombre des individus mâles et femelles mais aussi sur celui des bisexués présents dans chaque descendance (tabl. 4).

La première partie du tableau 4 présente, pour 3 plantes, les chiffres observés en fécondation libre et en autofécondation. Cette étude a pour but de comparer les descendances obtenues avec l'un ou l'autre des modes de pollinisation (au cas où des différences apparaîtraient parmi les plantes staminées [1] dans les proportions de mâles et de bisexués, on pourrait conclure que les plantes non isolées ne s'autoféconden pas forcément). En réalité, les différences ne sont pas significatives pour l'ensemble des 3 plantes.

D'autre part, la plante PP_3 porte un facteur récessif de déficience chlorophyllienne (peu fréquent dans les populations) qui a entraîné l'apparition de 36 plantes

[1] Plante staminée = plante à étamines fonctionnelles, par opposition aux plantes femelles dont les étamines sont avortées.

sans chlorophylle sur 176 descendants en fécondation libre (soit environ 20 p. 100) et de 26 plantes sans chlorophylle sur 146 descendants en autofécondation (soit environ 18 p. 100). Ces pourcentages ne diffèrent pas significativement, ce qui confirme l'autogamie naturelle des plantes bisexuées.

TABLEAU 4

Répartition des formes sexuelles chez les plantes descendant d'individus bisexués

	Type	Effectifs observés	Répartition des effectifs			% de « staminés »	χ^2 (3:1)	P
			Mâles	Bisexués	Femelles			
Fécondation libre								
PP_1	3	207	129	44	34	83,5	8,117	< 0,05
PP_2	3	133	46	55	32	75,7	0,485	> 0,30
PP_3	2	149	72	46	31	79,0	1,397	> 0,20
Autofécondation contrôlée								
PP_1	3	121	78	10	33	72,5	0,333	> 0,50
PP_2	3	281	88	114	79	71,8	1,452	> 0,20
PP_3	2	46	26	9	11	76,0	0,028	> 0,80
β19-2	2	236	116	63	57	75,8	0,089	> 0,70
1-2 *a* 15	2	54	27	9	18	66,2	2,000	> 0,10
6-2 *a* 8	2	50	22	17	11	78,0	0,240	> 0,50
α16-24	2	38	21	7	10	73,6	0,034	> 0,80
6-5 *c* 17	2	21	3	14	4	80,9	0,396	> 0,50
Totaux pour l'autofécondation contrôlée		847	381	243	223		4,572	

Ces χ^2 sont établis pour l'hypothèse de répartition « staminés-femelles » 3-1.
Test d'homogénéité pour l'autofécondation contrôlée $\chi^2 = 3{,}776 \rightarrow P > 0{,}70$.

La 2e partie du tableau 4 (« Autofécondation contrôlée ») appelle 2 remarques :

1. La disjonction entre plantes femelles et plantes staminées se fait bien selon des proportions qui peuvent correspondre aux valeurs 1-3 dans toutes les descendances. L'ensemble des populations observées est homogène pour cette répartition.

2. La répartition des formes mâles et bisexuées au sein des plantes staminées présente d'importantes différences d'une descendance à l'autre et ne paraît pas directement liée au type de la plante mère.

Comment peut-on interpréter ces remarques ?

Si l'on tient compte seulement de la répartition des descendants entre femelles et staminés, on peut admettre sans réserve la théorie du sexe hétérogamétique

émise par RICK et HANNA, et considérer que la présence ou l'absence de l'élément M détermine le sexe à étamines ou le sexe femelle. Cette théorie pourrait être confirmée par des observations cytologiques : au cours d'études cytogénétiques dont les premières semblent remonter à 1928, 10 paires de chromosomes ont pu être dénombrées et décrites ; les méioses ont été observées sur étamines normales de fleurs mâles et sur étamines avortées de fleurs femelles. Dans les étamines normales, KAMO, dès 1929, avait entrevu l'existence d'une paire de chromosomes dont les deux éléments n'étaient pas identiques et qui pouvaient être des chromosomes sexuels. En 1960, REIMANN PHILIPP et *al.* confirment l'existence chez les mâles d'un bivalent hétéromorphe. Ils observent de plus, chez certains descendants mâles de plantes bisexuées autofécondées, une paire de chromosomes identiques mal soudés qui représenterait le couple MM signalé par RICK et HANNA. Toutefois aucune vérification sur mitose n'a pu être obtenue pour confirmer l'existence d'un hétérochromosome (WESTERGAARD, 1958). Quoiqu'il en soit, il semble que l'on puisse admettre la liaison étroite qui paraît exister entre l'élément M et la présence d'étamines fonctionnelles chez une plante.

Sur les étamines rudimentaires des fleurs femelles, les observations successives de SHOJI et NAKAMURA (1928), KAMO (1929), FLORY (1932), YARNELL (1954), HUNTER (1953), ISHII (1957), VAZART (1959), FURUSATO et SHIMOTSUMA (1960), s'accordent pour signaler que les divisions méiotiques se produisent jusqu'à un stade plus ou moins avancé allant de la métaphase hétérotypique aux tétrades, selon les auteurs.

Peu d'études ont été faites sur l'évolution de l'ovaire des fleurs staminées. D'après SHOJI et NAKAMURA, l'ovule commencerait à dégénérer lors de la division homéotypique. Aucun renseignement ne permet actuellement de savoir quels sont les facteurs responsables de cette dégénérescence qui, lorsqu'elle ne se produit pas, permet aux plantes staminées de se comporter en bisexuées. On constate seulement que la fertilité des organes femelles n'est pas liée à l'absence de l'élément M, puisqu'on la rencontre chez des plantes possédant ou non cet élément, et le possédant même à l'état homozygote (SNEEP, 1953).

L'état bisexué d'une plante staminée résulte, semble-t-il, de facteurs complexes : le milieu joue sans doute un rôle important. On a vu comment des plantes, considérées comme mâles pendant une ou plusieurs années, commencent à produire des graines tandis que des plantes bisexuées cessent parfois d'en produire. Mais les facteurs essentiels responsables de la bisexualité parmi les plantes M sont probablement des facteurs internes : nous avons pu constater qu'en autofécondant une plante bisexuée donnée, on obtient des proportions de mâles et de bisexués à peu près constantes quelles que soient les conditions de l'autofécondation d'une part, et de la culture de la descendance d'autre part. Il semble que le milieu n'intervienne qu'en affectant les délais d'apparition des fruits et la quantité de graines formées. Il y a donc dans chaque plante bisexuée une aptitude déterminée à produire des bisexués par autofécondation. Cette aptitude est sans doute de nature génétique car elle paraît se transmettre à une fraction des descendants : par exemple, la plante 6-5 *c* 17 autofécondée, produit régulièrement parmi ses descendants, plus de bisexués que de mâles ; la plante 6-5 *c* 17-6, qui est un de ces descendants bisexués, a produit, par autofécondation, 51 bisexués pour 10 mâles. On peut considérer que le caractère

bisexué est complexe et héréditaire et que les conditions de milieu peuvent intervenir ensuite sur ses manifestations extérieures.

Des études sont en cours pour examiner les proportions de mâles et de bisexués, d'une part sur des descendances en 3e et 4e générations autofécondées, d'autre part sur des croisements entre bisexués et plantes normales. On tentera, de plus, de connaître les conditions de milieu les plus favorables à la manifestation du caractère bisexué.

PEIRCE et CURRENCE (1962), dans une étude antérieure, ont dégagé de leurs observations une théorie complexe de l'hérédité du caractère hermaphrodite selon laquelle le mécanisme de déterminisme du sexe serait de nature chromosomique modifiable par divers facteurs importants (variabilité des organes des deux sexes, interactions entre gènes, interactions entre gènes et cytoplasme). Les facteurs génétiques du caractère hermaphrodite seraient 3 gènes dominants complémentaires, mais les résultats demanderaient à être confirmés.

A part l'hypothèse de PEIRCE et CURRENCE, on ne connaît pour l'instant aucune théorie qui permette d'expliquer l'existence et le comportement génétique des individus bisexués dont l'importance ne peut cependant nous échapper.

B. — LES DONNÉES PHYSIOLOGIQUES

L'Asperge est une espèce pérenne dont l'évolution est lente. En conditions naturelles de culture, le semis est fait en pépinière au printemps. Moins de 5 p. 100 des plantes fleurissent en pépinière. Ce sont presque toujours des mâles. Au printemps suivant, les griffes sont repiquées au champ. Vers le mois de mai, la floraison commence. On l'observe sur environ 75 p. 100 des effectifs avant l'été, tandis que les plantes les plus tardives (environ 25 p. 100) ne fleurissent qu'en fin d'été ou l'année suivante. Dans l'ensemble, on peut considérer que la première floraison se produit 14 à 15 mois après le semis. Aucune récolte n'est effectuée sur la plantation de l'année, ni au cours de l'année suivante. C'est seulement 2 ans après la mise en place, soit 3 ans après le semis, que l'on commence à faire quelques cueillettes de turions. Des cueillettes trop nombreuses ou trop importantes présentent un danger pour les plantes jeunes puisque les turions ne sont autres que des tiges en voie de croissance : une récolte correspond à une mutilation des organes vitaux. C'est donc une entrave à l'assimilation et à l'accumulation de réserves. La recherche d'un équilibre est nécessaire entre les besoins d'accumulation de réserves de la plante et son potentiel de production de tiges. Si l'on s'en rapporte aux pratiques courantes, il semble que des récoltes modérées sur les plantations en place depuis 2 ans, et plus importantes à partir de l'année suivante permettent de trouver cet équilibre ; cependant, des essais systématiques pour étudier les effets de récoltes anticipées (sur plantation de un an par exemple, en fournissant aux plantes des éléments nutritifs convenables) mériteraient d'être entrepris.

Lorsqu'une plantation a atteint le stade de la pleine exploitation, c'est-à-dire 4 à 5 ans après le semis, elle est récoltée pendant un temps qui varie de 6 à 10 ans selon les cas.

L'évolution de la production au cours de ces années de récolte est encore mal connue. Une étude de BANNEROT (en cours de publication) apportera sur ce point des précisions intéressantes.

1° *Les tests d'appréciation précoce*

Dans le domaine de l'amélioration de l'espèce, la nécessité de conserver les plantes pendant 10 à 15 ans à partir du semis pour connaître leur production totale est un inconvénient considérable.

L'observation de populations pendant des périodes aussi longues ne peut être raisonnablement envisagée, d'autant que les surfaces occupées sont au minimum de l'ordre de 1 m^2 par plante. Parmi les chercheurs qui se sont penchés sur le problème de l'amélioration de l'Asperge, nombreux sont ceux qui ont essayé d'obtenir le maximum de renseignements dans les délais les plus brefs et avec le moindre encombrement. De nombreuses publications font état d'études concernant en particulier les possibilités d'appréciation des récoltes (en quantité et qualité) par des jugements portés sur des caractères apparus antérieurement dans la vie des plantes : NORTON (1913) établit des corrélations entre le poids des graines et la hauteur des plantes en pépinière et entre cette hauteur et la hauteur de la plante en plein champ. TIEDJENS (1925) trouve une corrélation entre le nombre de turions et le nombre de tiges de l'été précédent, corrélation confirmée par YOUNG (1938). CURRENCE et RICHARDSON (1937) puis HANNA (1934 et 1938) trouvent des corrélations entre le type de production de la plante (nombre et calibre des turions) et la productivité, entre le nombre de pousses et le diamètre de la griffe, entre les rendements des premières années de récolte et ceux de l'ensemble de la vie de la plante. SCOTT, MITCHELL et MAC GINTY (1939) montrent qu'une corrélation significative existe entre la pousse d'été et la constitution de réserves dans la griffe. THOMPSON et ROBB (1946) étudient la corrélation entre le rendement total et le rendement précoce d'une même année. WELLENSIEK puis WELLENSIEK et JONKERS (1957) tentent de pratiquer une sélection sur jeunes plants, tandis que KIDNER (1951), en ne conservant que les plantes les plus précoces,parvient à augmenter la production d'environ 50 p. 100. A partir de 1958, ELLISON, SCHEER et *al.* signalent des corrélations d'une part entre les rendements précoces (au cours des 2 premières semaines de récolte) et les rendements totaux pour l'ensemble des récoltes, d'autre part entre les caractères des turions et ceux des tiges (nombre, calibre) ; ils établissent des corrélations négatives entre les nombres et les calibres des turions et des tiges. HANNA et BAKER (1951) trouvent des corrélations entre le rendement total et celui obtenu au cours de périodes déterminées de la récolte. FRANKEN (1963) recherche les possibilités de remplacer les récoltes journalières par des observations moins fréquentes et de prévoir les récoltes d'après les observations de l'été précédent. Il ne trouve pas de corrélation significative entre le nombre de tiges en été et le rendement de l'année suivante.

ADAM et SKIEBE (1964) étudient la possibilité d'utiliser la mesure des hauteurs des plantules au cours des 2 mois qui suivent le semis, pour apprécier la valeur des populations.

La divergence de certains résultats et la diversité des caractères considérés jettent une certaine confusion sur la valeur des tests précoces pour l'appréciation rapide des populations, qui nous incite à reprendre complètement la mise au point de ces tests dans nos propres conditions de travail en suivant tous les individus des diverses plantations de nos champs.

Ces plantations peuvent être groupées en 2 séries :

1. Les plus anciennes plantées en 1961 et 1963, pour lesquelles nous ne disposons d'aucune donnée de pépinière mais de comptages de tiges depuis la première année de plantation et de renseignements sur les calibres de tiges depuis 2 années seulement. Ces champs sont récoltés pied par pied chaque année de sorte que nous possédons tous les renseignements sur les nombres et calibres des turions depuis les premières récoltes.

2. Les plus récentes plantées en 1964, 1965 et 1966, pour lesquelles les observations ont été consignées pied par pied depuis les stades de la pépinière. Sur ces plantations, nous disposons en outre chaque année de comptages, calibrages et mensuration des hauteurs de tige. Par contre, elles n'ont, pour la plupart, encore jamais été récoltées sauf la plus ancienne qui a fait l'objet en 1966 d'une récolte partielle.

Le matériel végétal est constitué, pour chaque champ, de descendances de croisements contrôlés (1) entre plantes appartenant toutes au type *Argenteuil*. Chaque population correspond à un hybride entre un mâle et une femelle connus, réalisé entre 1959 et 1964.

Les croisements anciens obtenus en 1959, 1960 et 1961 sont représentés chacun par une centaine de plantes, les plus récents obtenus en 1962, 1963 et 1964 comportent 40 plantes chacun.

Les caractères observés sont les suivants :

En pépinière : hauteur de la plus haute tige, nombre de tiges, poids de la griffe.

En plantation définitive : hauteur de la plus haute tige, nombre de tiges, diamètre des 3 plus grosses tiges pour les première et deuxième années.

A partir de la première récolte : nombre de turions, somme des calibres des turions récoltés, nombre de tiges en végétation en fin d'été, diamètres des 3 plus grosses de ces tiges et hauteur de la plus haute.

L'analyse complète des données individuelles pour tous les hybrides de chaque série est extrêmement longue. Nous avons pu la réaliser pour un croisement qui, refait chaque année depuis 1960, sert en quelque sorte de facteur commun de référence à l'ensemble des croisements.

Cet hybride, répété dans le temps, permet de tenir compte. à la fois de l'évolution des caractères au cours du vieillissement des plantes, et de l'interaction « année-âge de la plante » (tabl. 5). Les notations ont porté chaque année et pour chaque plante sur les divers caractères cités plus haut. Les corrélations ont été calculées entre observations effectuées au cours des années successives soit pour un même caractère, soit pour des caractères différents qui ont pu paraître plus ou moins liés entre eux. Nous avons aussi utilisé des expressions calculées qui répondent à des critères utilisés à l'étranger (nombre de tiges $\times$ diamètre moyen des 3 plus grosses) ou à des réalités agronomiques (nombre de turions récoltés + nombre de tiges en végétation à la fin de l'été = nombre total de tiges produites).

(1) Les croisements contrôlés sont obtenus en plaçant un mâle et une femelle chacun sous un isoloir de toile sous lequel on peut manipuler grâce à des ouvertures obturables. Le pollen est recueilli à l'aide d'un aspirateur dans les fleurs de la plante mâle, puis mélangé à du talc pour assurer une meilleures dispersion et ensuite insufflé dans les fleurs de la plante femelle.

TABLEAU 5 (1re partie)

Corrélations individuelles entre les caractères observés en pépinière et à divers âges chez un hybride de type Argenteuil

Caractères observés (1)			Années de plantation		
Variable indépendante		Variable dépendante	1964	1965	1966
	N_P	N_1	0,53*	0,64*	0,16
	—	N_2	0,11	0,24	
	—	N_3	0,28		
	—	H_1	0,07	— 0,06	0,02
	—	H_2		0,01	
	—	H_3	0,12		
	—	D_1		— 0,15	0,11
	—	D_2	— 0,06	— 0,11	
	—	D_3	— 0,38 +		
	—	n_3	0,22		
	—	Σd_3	— 0,06		
	—	$N_1 \times D_1$		0,53*	0,19
	—	$N_2 \times D_2$	0,11	0,17	
	—	$N_3 \times D_3$	0,05		
	—	G	0,15	0,21	0,00
	H_P	H_1	0,35 +	0,46*	0,03
	—	H_2		— 0,08	
Observations	—	H_3	0,16		
en	—	N_1	0,04	— 0,06	0,07
pépinière	—	N_2	0,20		
	—	D_1		0,21	0,02
	—	D_2	0,20	0,17	
	—	D_3	— 0,07		
	—	n_3	0,16		
	—	Σd_3	0,12		
	—	$N_1 \times D_1$		0,08	0,09
	—	G	0,56*	0,10	0,11
	G	H_1	0,40 +	0,41 +	0,03
	—	H_2		— 0,07	
	—	H_3	0,47*		
	—	D_1		0,35 +	0,19
	—	D_2	0,07	0,48*	
	—	D_3	— 0,03		
	—	N_1	0,29	0,13	0,14
	—	N_2	0,37 +	— 0,06	
	—	N_3	0,30		
	—	n_3	0,23		
	—	Σd_3	0,10		

(1) Les indices P, 1, 2, 3, etc. indiquent qu'il s'agit de caractères observés en pépinière, en 1re, en 2e, en 3e, ..., année de plantation.

Les lettres désignent respectivement pour chaque pied :

N = nombre de tiges en végétation à la fin de l'été
n = nombre de turions récoltés
H = hauteur de la plus haute tige
D = diamètre moyen des 3 plus grosses tiges
Σd = somme des calibres des turions récoltés
G = poids de la griffe

Seuils de signification + P 0,05 = 0,324
* P 0,01 = 0,418.

TABLEAU 5 (2me partie)

Corrélations individuelles entre les caractères observés en 1re année et à divers âges chez un hybride de type Argenteuil

Caractères observés (1)		Années de plantation			
Variable indépendante	Variable dépendante	1961	1963	1964	1965
	N_1 — **N_2**	0,44*	0,76*	0,35 +	0,64*
	— N_3	0,18	0,65*	0,53*	
	— N_4	0,15	0,48*		
	— N_5	0,12			
	— N_6	0,09			
	— H_2				— 0,12
	— H_3			0,11	
	— D_2			— 0,23	— 0,15
	— D_3		— 0,06	— 0,18	
	— n_3		0,55*	0,28	
	— n_4		0,63*		
	— n_5	0,16			
	— n_6	0,06			
	— Σd_3		0,43*	0,08	
	Σd_4		0,41*		
Observations	— Σd_5	0,09			
en	— Σd_6	0,01			
première	— **$n_3 + N_3$**		0,68*	0,49*	
année	— $n_4 + N_4$	0,13			
	— $n_5 + N_5$	0,13			
	— $N_2 \times D_2$			0,26	0,58*
	— **$N_3 \times D_3$**		0,56*	0,39 +	
	H_1 — H_2				0,23
	— H_3			0,33 +	
	— N_2			0,05	
	— **D_2**			0,33 +	0,61*
	— D_3			0,05	
	— n_3			— 0,06	
	— Σd_3			— 0,11	
	D_1 — D_2				0,48*
	— N_2				— 0,02
	— H_2				— 0,01
	— $N_2 \times D_2$				0,13
	$N_1 \times D_1$ — N_2				0,60*
	— $N_2 \times D_2$				0,61*
Seuils de signification	+ P 0,05	0,205	0,304	0,324	0,324
	* P 0,01	0,267	0,393	0,418	0,418

Pour faciliter la présentation des résultats, le tableau 5 comporte 4 parties :

— dans la 1re partie figurent les corrélations (calculées sur les plantations les plus récentes) entre les caractères observés en pépinière et ceux qui ont été observés par la suite ;

— La 2e partie mentionne les corrélations entre les caractères observés en 1re année et les observations ultérieures ;

— La 3e partie expose les corrélations entre les caractères observés en 2e année et les observations ultérieures ;

— la 4e partie porte sur les observations effectuées au delà de la 2e année.

TABLEAU 5
(3e partie)

Corrélations individuelles entre les caractères observés en 2e année et à divers âges chez un hybride de type Argenteuil

Caractères observés (1)			Années de plantation		
Variable indépendante		Variable dépendante	1961	1963	1964
Observations en deuxième année	$\mathbf{N_2}$	$\mathbf{N_3}$	0,54*	0,78*	0,75*
	—	$\mathbf{N_4}$	0,27*	0,67*	
	—	N_5	0,32*		
	—	N_6	0,32*		
	—	H_3			0,26
	—	D_3		— 0,15	— 0,09
	× —	$\mathbf{n_3}$		0,60*	0,59*
	× —	n_4		0,66*	
	× —	n_5	0,43*		
	—	n_6	0,37*		
	—	Σd_3		0,49*	0,26
	—	Σd_4		0,41*	
	—	Σd_5	0,35*		
	—	Σd_6	0,33*		
	× —	$\mathbf{n_3} + \mathbf{N_3}$		0,82*	0,76*
	× —	$\mathbf{n_4} + \mathbf{N_4}$	0,31*	0,70*	
	× —	$n_5 + N_5$	0,39*		
	—	$\mathbf{N_3} \times \mathbf{D_3}$		0,71*	0,68*
	D_2	D_3			0,19
	—	H_3			0,09
	—	n_3			— 0,41 +
	—	Σd_3			— 0,14
	—	$N_3 \times D_3$			— 0,43*
	$N_2 \times D_2$	Σd_3			0,22
	—	N_3			0,54*
	—	$N_3 \times D_3$			0,50*
Seuils de signification	+ P 0,05		0,205	0,304	0,324
	* P 0,01		0,267	0,393	0,418

Les colonnes portant l'indication « année de plantation » correspondent aux plantations anciennes (1961 et 1963) et plus récentes (1964, 1965 et 1966) auxquelles a participé l'hybride étudié. Chacune de ces plantations a donné lieu à l'étude complète des corrélations et a conduit à des séries de coefficients qui figurent au tableau dans la colonne correspondante.

Les caractères gras signalent les variables entre lesquelles les corrélations sont constamment significatives dans nos essais.

TABLEAU 5
(4me partie)

Corrélations individuelles entre les caractères observés à partir de la 3e année chez un hybride de type Argenteuil

Caractères observés (1)		Années de plantation	
Variable indépendante	Variable dépendante	1961	1963
			0,62*
× n_3	n_4		0,56*
Σd_3	Σd_4		0,78*
× $\mathbf{N_3}$	n_4		
× —	n_5	0,75*	
—	n_6	0,76*	
—	Σd_4		0,63*
—	Σd_5	0,68*	
—	Σd_6	0,68*	
Observations —	$\mathbf{N_4}$	0,80*	0,86*
en —	N_5	0,79*	
troisième —	N_6	0,74*	
année × —	$\mathbf{n_4 + N_4}$	0,84*	0,88*
× —	$n_5 + N_5$	0,83*	
D_3	D_4		0,36 +
D_3	Σd_4		0,25
× $n_3 + N_3$	$n_4 + N_4$		0,84*
$N_3 \times D_3$	n_4		0,77*
—	Σd_4		0,69*
—	N_4		0,85*
—	$n_4 + N_4$		0,87*
—	$N_4 + D_4$		0,87*
× N_4	n_5	0,75*	
—	n_6	0,73*	
Observations —	Σd_5	0,70*	
en —	Σd_6	0,65*	
quatrième —	N_5	0,82*	
année —	N_6	0,75*	
× —	$n_5 + N_5$	0,85*	
× $n_4 + N_4$	$n_5 + N_5$	0,85*	
n_5	n_6	0,74*	
Σd_5	Σd_6	0,76*	
N_5	n_6	0,86*	
—	Σd_6	0,80*	
—	N_6	0,86*	
Observations —	$n_6 + N_6$	0,89*	
en D_5	D_6	0,30*	
cinquième D_5	Σd_6	0,36*	
année $N_5 \times D_5$	n_6	0,87*	
—	Σd_6	0,81*	
—	N_6	0,87*	
—	$N_6 \times D_6$	0,86*	
—	$n_6 + N_6$	0,90*	
Seuils de signification + P 0,05		0,205	0,304
* P 0,01		0,267	0,393

De l'examen de ce tableau, ressortent divers résultats qu'il convient d'admettre avec prudence puisqu'ils se rapportent à une seule combinaison hybride :

1. Les observations de pépinière ne paraissent pas utilisables pour la sélection individuelle puisqu'elles cessent d'avoir une signification pour le devenir de la plante au-delà de sa 1re année de plantation. En ce qui concerne le poids de la griffe, les corrélations obtenues avec les caractères de 1re, 2e et 3e années sont contradictoires et demandent une confirmation.

2. Parmi les observations de 1re année, le nombre de tiges est peut-être le meilleur critère pour apprécier la valeur à venir d'une plante mais les résultats obtenus demandent aussi à être confirmés. Le diamètre et la hauteur des tiges pourraient également être utilisables.

3. En 2e année, les comptages de tiges paraissent fort intéressants ; pour les diamètres des tiges les seules corrélations significatives sont négatives, mais pour ce caractère une seule plantation a pu être examinée et une confirmation sera nécessaire.

4. Les tests basés sur les observations effectuées au-delà de la 2e année ne peuvent plus être qualifiés de précoces et perdent de leur intérêt. Néanmoins, nous avons jugé utile de mentionner les coefficients observés puisqu'ils confirment l'intérêt des comptages de tiges et l'existence de corrélations individuelles positives hautement significatives entre les nombres et les diamétres des tiges observés une année et la production de turions et de tiges de l'année suivante.

Les lignes marquées d'une × correspondent à des corrélations qui ont été confirmées par une étude partielle effectuée sur un autre hybride de la plantation 1961.

Des études analogues seront conduites sur divers autres hybrides, ce qui permettra peut-être de confirmer certains coefficients de corrélation ; mais l'étude la plus intéressante ne pourra se faire qu'au cours des années à venir, c'est-à-dire lorsque la dernière plantation en sera arrivée au stade des récoltes. La lenteur de cette expérimentation peut paraître excessive mais il ne faut pas perdre de vue qu'elle est destinée, par la suite, à permettre l'appréciation rapide des individus et des populations. Elle mérite donc qu'on s'y attache.

La méthode très rapide mise au point par Adam et Skiebe (1964) est, certes, beaucoup plus séduisante puisqu'elle devrait permettre de juger sur plantules 5 à 6 semaines après le semis, la valeur d'une population. Elle est en cours d'étude.

2° *La mise à fleurs anticipée*

Les tests précoces constituent un artifice pour tenter de connaître rapidement les plantes mais ils ne permettent pas de réduire la durée des générations qui reste généralement de deux ans de graine à graine dans les conditions naturelles. C'est pourquoi divers auteurs ont cherché à gagner du temps en obtenant la mise à fleurs anticipée des plantes et la production de graines dans des délais réduits.

a) *Floraison en serre.*

Sneep (1953) signale qu'en travaillant dans une serre à température constante de 25°-30°C, il obtiendrait la levée des graines au bout de 11 à 12 jours. Maintenues ensuite en serre à 25°-30°C le jour et 18°C la nuit, et repiquées au fur et à mesure

TABLEAU 6

Réactions de populations d'Asperge de type Argenteuil *à divers traitements photo- et thermopériodiques*

Type de traitement	Conditions	Durée d'exposition	Matériel exposé	Résultats observés en fin d'exposition
1 Nuits courtes et froides	16 h jour à 22°-25°C 8 h nuit à 4°-5°C	40 jours	200 graines en début de germination	Aucune différence avec le témoin (180 plantes levées).
2 Nuits très courtes et froides	22 h jour à 22°-25°C 2 h nuit à 10°-12°C + 22 h jour à 13°-15°C 2 h nuit à 4°-5°C	10 jours + 8 jours	200 graines en début de germination	Aucune différence avec le témoin si ce n'est une croissance accélérée pendant les 10 jours à températures élevées (186 plantes levées).
3 (1) Nuits longues et froides	8 h jour à 20°-22°C 16 h nuit à 7°-8°C + 8 h jour à 22°-25°C 16 h nuit à 4°-5°C	8 jours + 22 jours	200 graines en début de germination	Apparition de boutons floraux sur 20 plantules (sur 175 plantes levées). Ces boutons apparaissent à l'extrémité des plantules hautes de 10 à 15 cm et s'épanouissent à raison d'une fleur par plantule (fig. 5, 6). Répartition des sexes : 10 mâles + 6 femelles + 4 avortées (sexe incontrôlable). Parmi les fleurs mâles, 2 portent 6 étamines, 6 portent 7 étamines et 2 portent 8 étamines. Les étamines contiennent un pollen abondant et fertile. Les fleurs sont de dimensions un peu supérieures à la normale.
4 Nuits très longues et froides	3 h jour à 22°-25°C 21 h nuit à 4°-5°C + 8 h jour à 22°-25°C 16 h nuit à 4°5°C	33 jours + 31 jours	200 graines en début de germination	Croissance très lente au cours des 33 premiers jours. Apparition de fleurs sur 4 plantules (sur 191 plantes levées) (3 mâles + 1 avortée).
5 Nuits longues et froides	8 h jour à 22°-25°C 16 h nuit à 4°-5°C	31 jours	200 graines en début de germination	Apparition de fleurs sur 9 plantules (sur 195 plantes levées) (3 mâles + 1 femelle + 5 avortées).
5 *bis*	*idem*	*idem*	100 graines en début de germination	Apparition de fleurs sur 6 plantules (sur 96 plantes levées) (2 mâles + 1 femelle + 3 avortées).
6 *idem*	*idem*	27 jours	175 plantules de 1 à 2 cm de haut	Apparition de fleurs sur 5 plantules (sur 171 plantes) (5 avortées).
7 *idem*	*idem*	31 jours	100 graines trempées non germées	Levée très lente. Aucune apparition de fleur (sur 84 plantes levées).

idem	*idem*	*idem*	non germées	
8 Autre population Nuits longues et froides	8 h jour à 27°-28°C 16 h nuit à 7°-8°C + *idem* (2)	19 jours + 33 jours	200 graines en début de germination	Apparition de fleurs sur 27 plantules (sur 177 plantes levées) (20 mâles + 3 femelles + 4 avortées). L'effet du traitement alterné sur graines en début de germination se confirme donc sur la 2e population.
9 *idem*	*idem*	*idem*	50 plantules de 1 à 2 cm	Aucune apparition de fleurs (sur 46 plantes).
10 Réduction de l'alternance thermique	8 h jour à 27°-28°C 16 h nuit à 20°-22°C	30 jours	100 graines en début de germination	Apparition de fleurs sur 3 plantules (sur 94 plantes levées) (3 avortées). Croissance très rapide.
10 *bis*	*idem*	*idem*	*idem*	Aucune apparition de fleurs (sur 90 plantes levées). L'alternance jour-nuit ne suffit pas à elle seule pour déclencher la floraison. En l'absence de périodes froides, la croissance est très rapide.
11 Modification de la photopériode	16 h jour dont : — 8 h à 27°-28°C — 8 h à 4°-5° C (3) 8 h nuit à 4°-5°C	60 jours	200 graines en début de germination	Croissance très lente. Apparition de fleurs sur 11 plantules (sur 175 plantes levées) (8 mâles + 3 avortées).
11 *bis*	*idem*	*idem*	*idem*	Croissance très lente. Apparition de fleurs sur 7 plantules (sur 190 plantes levées) (5 mâles + 2 avortées). L'action de l'alternance thermique est ainsi mise en évidence mais les résultats sont moins nets que dans les essais 3 et 8. Il est possible que l'action conjuguée des deux alternances soit plus favorable à la mise à fleurs que la seule alternance thermique.
12 Répétition de l'essai 8 sous la forme prévue initialement	8 h jour à 27°-28°C 16 h nuit à 7°-8° C	35 jours	200 graines en début de germination	Apparition de fleurs sur 11 plantules (sur 178 plantes levées) (8 mâles + 3 avortées).
12 *bis*	*idem*	*idem*	*idem*	Apparition de fleurs sur 17 plantules (sur 185 plantes levées) (12 mâles + 5 avortées).

(1) Cet essai initialement prévu dans les conditions de sa deuxième partie a été perturbé au cours des 8 premiers jours par le fonctionnement défectueux des appareils.

(2) A partir du 20e jour, l'appareil n'étant plus disponible, l'alternance « chaleur + lumière — froid + nuit » a été produite en transportant les terrines d'un local dans un autre, ce qui provoquait des changements de températures brusques au lieu de montées et de baisses de températures progressives.

(3) Les températures ont été plus basses que prévu par suite du dérèglement de l'appareil. Aucune modification n'a été apportée pour éviter de compliquer encore les essais.

des besoins dans des pots plus grands pour ne pas gêner la croissance, les plantes fleuriraient au cours du 3e mois qui suit la levée. Toutes les plantes auraient fleuri au bout de 5 mois, les dernières à fleurir étant les plantes femelles. (SNEEP pense que cette possibilité de floraison rapide serait un caractère génétique variable dans ses manifestations). Il faut compter ensuite 3 mois pour atteindre la maturité des fruits. On pourrait donc faire une génération en 7 à 8 mois. Nous n'avons jamais réussi dans nos serres à obtenir aussi vite des graines mûres car la floraison femelle ne se produit qu'exceptionnellement au cours du 5e mois dans nos conditions de travail, et n'est générale que 6 à 7 mois après le semis. Peut-être ce retard est-il dû à la faible luminosité du climat versaillais mais un complément de lumière artificielle de 1 000 lux n'apporte pratiquement aucune amélioration.

b) *Floraison au stade plantule.*

Nous avons tenté d'étudier quelle pouvait être l'action des conditions artificielles de température et de lumière sur la physiologie de l'Asperge (en particulier sur la floraison). Nous avons utilisé une enceinte alternativement éclairée ou obscure, et chauffée ou refroidie, pendant des cycles déterminés. Les essais ont porté au début sur une population prise au hasard. Divers matériels ont été utilisés : graines en début de germination, graines germées dont la tigelle commence à pointer, plantules de 1 cm environ. Toutes les graines sont semées en étuve à 30°C, en boîte de Petri. La germination débute 8 à 10 jours après le semis. Les graines sont ensuite plantées en terrines (à raison de 200 par terrine dans la plupart des cas) et soumises aux conditions de l'enceinte. Les témoins sont exposés à des conditions voisines des conditions normales de végétation : 16 heures de jour à 22-25°C — 8 heures de nuit à 16-18°C.

Les observations sont résumées dans le tableau 6.

Les résultats des traitements n° 1 à 7, effectués sur une même population, permettent de penser que chez cette population une exposition quotidienne prolongée à basse température et à l'obscurité, suivie d'une courte exposition à température élevée et à la lumière, est responsable de floraisons prématurées. Il est donc nécessaire de tester d'autres populations placées dans les mêmes conditions pour comparer leurs réactions. Toutefois, le développement des plantes dans ces conditions est très lent. Les essais 8 et 9 ont donc été entrepris en maintenant l'écart de température entre le jour et la nuit mais avec des températures un peu plus élevées.

Enfin, un essai de dissociation des effets des deux alternances thermique et lumineuse a été tenté (traitements 10 et 11) sur les 2 populations. De l'ensemble des observations ressortent deux résultats :

1. La floraison peut être provoquée chez l'Asperge 7 à 8 semaines après le semis par exposition, dès le début de la germination des graines, à des conditions alternées de température et d'éclairement. La proportion des plantules fleuries atteint jusqu'à 13 p. 100 des effectifs.

2. L'application du même traitement sur des plantes ou des plantules ayant dépassé, ne serait-ce que de 2 ou 3 jours, le stade du début de germination, ne déclenche aucune floraison fonctionnelle : la floraison n'est déclenchée et n'évolue normalement que si les lots de graines sont exposés dès que la première racine pointe.

Les fleurs apparues sont terminales, en général plus grandes que les fleurs de plantes adultes et contiennent souvent 7 ou 8 étamines (les fleurs normales en con-

tiennent 6). Chaque plantule ne porte qu'une fleur (fig. 5,6). Les tiges ultérieurement développées n'en portent jamais et la plante se comporte ensuite de façon normale. Elle fleurit en même temps que les plantes du même lot qui n'ont pas présenté de floraison au stade plantule (soit 14 à 15 mois après le semis) et sa floraison n'appelle aucun commentaire particulier.

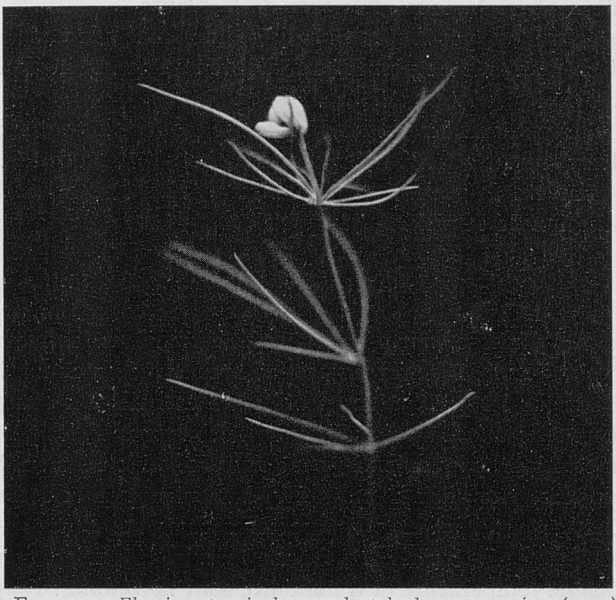


FIG. 5. — *Floraison terminale sur plantule de sept semaines* (×1,2)

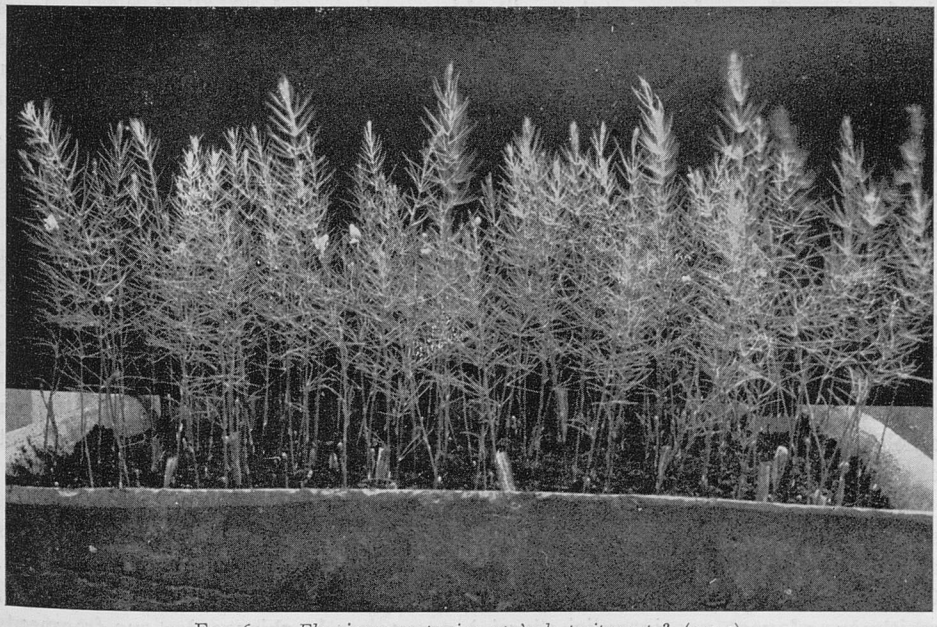


FIG. 6. — *Floraisons en terrine après le traitement 3* (×0,5)

Les fleurs apparues sont plus fréquemment mâles que femelles. Il faut ajouter que les rares fleurs femelles obtenues ont donné lieu, après pollinisation, à la formation de baies ne contenant pas de graines, qui ont séché en quelques jours.

Nous ne pouvons pas expliquer l'induction de la floraison chez les plantules. Cette floraison passagère est unique et les facteurs qui l'induisent ne paraissent pas modifier l'évolution physiologique ultérieure de la plante.

Nos observations n'ont pas l'intérêt pratique immédiat que nous en escomptions puisque la floraison accélérée ne permet pas d'obtenir une génération complète, les fleurs mâles étant seules fonctionnelles.

Par contre, elles peuvent être utiles dans le cas où des rétrocroisements à parent récurrent femelle devraient être réalisés. On peut obtenir, dans ce cas, en 4 à 5 mois une génération complète de graine à graine. Nous aurons l'occasion d'exposer ultérieurement l'utilisation de ce phénomène.

3° *La multiplication végétative*

Le rhizome de l'Asperge, appelé griffe, a été étudié et longuement décrit en 1928 par ROBBINS et JONES. Il se présente fréquemment comme une tige horizontale ramifiée. Les bourgeons les plus jeunes portés par les rameaux constituent autant de pôles reliés par du tissu âgé. Parfois, lorsque ce tissu meurt, les pôles se séparent, la fragmentation est alors spontanée. On peut obtenir artificiellement le même résultat en retirant de terre une griffe et en la divisant en morceaux correspondant aux divers pôles. Chaque morceau doit comporter racines et bourgeons et peut être replanté immédiatement. La reprise est bonne lorsque la griffe originelle est saine et si les conditions de température et d'humidité sont favorables. D'après HUYSKES et SNEEP les conditions optimales seraient une température du sol de 30°C sous tente de plastique. Chaque fragment, lorsqu'il a bien repris, peut donner lieu après quelques délais à une nouvelle fragmentation. La progression géométrique du nombre des morceaux obtenus à partir d'une plante a permis à HUYSKES et SNEEP d'en tirer 45 fragments à raison de quelques fragments par an. D'après nos observations, on ne peut guère espérer, en moyenne, tirer plus de 3 fragments par an, d'une griffe, lorsque l'on commence à la diviser dès sa première année. Les griffes plus âgées donnent davantage de morceaux mais chacun ne redonne ensuite que 3 fragments par an en moyenne.

Sur griffe âgée, la fragmentation nous a toujours paru plus difficile à réussir que sur griffe jeune : bien que la division chez les premières soit simplifiée par le nombre élevé des pôles, la reprise est délicate et une partie des fragments périt fréquemment (ce qui s'accorde avec l'opinion de WELLENSIEK, 1949). Cette technique de multiplication d'individus reconnus intéressants ne peut donc pas suffire pour obtenir rapidement des clones utilisables en culture. Un effort doit être fait pour améliorer les conditions de cette multiplication afin d'en accroître l'efficacité et obtenir un nombre plus grand de fragments chaque année.

La culture *in vitro* de fragments d'organes aériens a été tentée à diverses reprises sans succès. LOO (1945), puis GALSTON (1947) ont entrepris des essais systématiques dont les résultats ont été peu encourageants, mais dont GORTER (1965) s'est inspiré. Cet auteur signale quelques succès obtenus par culture de parties aériennes *in vitro*, mais nous n'avons pas jusqu'ici réussi à provoquer la rhizogenèse sur fragments

aériens en appliquant la méthode de GORTER. La mise au point d'une technique précise de multiplication *in vitro* lèverait cependant un des obstacles majeurs au

TABLEAU 7

Tentatives d'induction de la rhizogenèse chez des organes aériens d'Asperge cultivés in vitro

I. — *Types de milieux de culture utilisés* (composition par litre)

Type 1. — D'après WHITE, LOO et GALSTON

Solution de base : KNO_3 81 mg ; KH_2PO_4 20 mg ; $MgSO_4$, $7H_2O$ 36 mg ; KCl 65 mg ; Ca $(NO_3)_2$, $4H_2O$ 236 mg ; tartrate ferrique 1,5 mg ; eau distillée 1 000 cm³
Facteurs de croissance : ANA 5 mg
Saccharose : 20 g ou 50 g
Agar-agar : 3 g, 6 g ou 20 g
Addition ou non d'oligo-éléments (1 cm³ solution de HELLER) (1)

Type 2. — D'après MURASHIGE, SKOOG et HELLER

Solution de base ; KNO_3 1 900 mg ; KH_2PO_4 170 mg ; $MgSO_4$,$7H_2O$ 370 mg ; $CaCl_2$,, $2H_2O$ 440 mg ; NH_4NO_3 1 650 mg ; eau distillée 1 000 cm³
Facteurs de croissance : ANA 5 mg
ou ANA 5 mg + purines (2) = Kinétine 1 mg ou adénine 50 mg
ou ANA 5 mg + lait de coco (120 cm³ ou 200 cm³)
ou purines seules
Sucre : saccharose ou glucose 25 g ou 50 g
Agar-agar : 3 g ou 6 g
Addition d'oligo-éléments (solution de HELLER) (1)

Type 3. — Lait de coco seul 120 cm³ ou 200 cm³ ; eau distillée 880 cm³ ou 800 cm³

Type 4. — Suppression de l'agar . La culture est faite sur vermiculite imprégnée de solution nutritive de l'un ou l'autre type.

II. — *Matériel végétal*

Organes verts { fragments de rameaux florifères ; bourgeons poussant sur des rameaux anciens ; fragments (de tiges) portant 1 bourgeon
Organes étiolés : fragments de tiges

III — *Méthode*

Nettoyage des fragments prélevés dans l'hypochlorite de sodium pendant 15 minutes. Les fragments sont retaillés en tronçons de 0,5 cm de long environ en conditions stériles puis déposés dans les tubes soit seuls, soit à côté de tissus en voie de croissance (fragments de tiges d'endives ou graines d'asperge) soit après avoir retiré des tubes les graines d'asperges ayant germé sur le milieu.

(1) Solution de HELLER : $FeCl_3$, 6 H_2O = 1 mg ; $ZnSO_4$, $7H_2O$ = 1 mg ; H_3BO_3 = 1 mg ; $MnSo_4$, 4 H_2O = 0,1 mg ; $CuSO_4$, 5 H_2O = 0,03 mg ; $AlCl_3$ = 0,03 mg ; $NiCl_2$, 6 H_2O = 0,03 mg ; KI = 0,01mg.

(2) Signalées par SKOOG et TSUI comme favorisant la rhizogenèse à petite dose ou en synergie avec l'auxine.

progrès de l'amélioration chez cette espèce en permettant la multiplication d'individus intéressants.

C'est pourquoi nous avons entrepris une série d'essais pour provoquer le déclenchement de la rhizogenèse chez des fragments de plante. Le tableau 7 résume les grandes lignes de ces essais qui ont porté sur environ 900 échantillons. Les résultats

sont très décevants : sur 4 fragments seulement sont apparues une ou plusieurs racines. Ces échantillons étaient des fragments de tiges étiolées ; l'un en voie de floraison (ensemencé sur milieu de base de type 2 avec kinétine 5 mg, saccharose 25 g, agar 3 g) n'a pas résisté au repiquage en terre malgré les précautions prises ; les trois autres (ensemencés sur milieu de base de type 2 avec ANA 5 mg, saccharose 50 g, agar 8 g) repiqués en solution nutritive liquide pour supprimer les actions néfastes de l'ANA et de la gélose (technique GORTER) ont été asphyxiés et ont présenté des nécroses de racines. L'un de ces fragments avait été cultivé à côté d'une graine d'Asperge en germination.

Dans tous les autres cas, on a observé, soit un démarrage et une poussée importante des bourgeons pré-existants avec formation de cals à la base, soit une formation de cals sans démarrage des bourgeons, mais jamais de formation de racines.

Les tubes ont été conservés longtemps (jusqu'à 11 mois). Les essais sont poursuivis.

Par ailleurs, diverses tentatives de bouturage et marcottage nous ont conduits, dans tous les cas, à des échecs : il ne semble pas que l'on puisse espérer obtenir la multiplication en pleine terre par des techniques autres que la simple fragmentation des griffes.

Ayant ainsi examiné quelques aspects des problèmes qui se posent dès que l'on aborde la physiologie de l'Asperge, nous sommes forcés de constater qu'aucun d'entre eux n'est tout à fait résolu :

— la sexualité de l'espèce, son déterminisme et son hérédité sont encore mal connus, de même que les facteurs susceptibles de les modifier ;

— les moyens d'apprécier rapidement la valeur d'une population sont très insuffisants et demandent à être complétés ;

— la multiplication végétative à grande échelle reste un problème difficile qui ne saurait être résolu par les techniques horticoles traditionnelles.

Un vaste domaine reste donc à explorer sur le plan de la recherche théorique comme sur celui de la recherche appliquée si l'on veut connaître suffisamment l'espèce et travailler plus efficacement en vue de son amélioration.

II. — LE PROGRAMME D'AMÉLIORATION

A — *Les objectifs*

La production d'asperges en France représente actuellement un chiffre d'affaires d'environ 125 millions de francs nouveaux pour une superficie voisine de 26 000 ha (contre 14 000 ha en 1950). Les rendements sont bas (en moyenne 3 tonnes par hectare). L'objectif essentiel de l'amélioration est l'augmentation des rendements par hectare, accompagnée, si possible, d'un abaissement des coûts de production, car l'Asperge est pour l'instant considérée comme un légume cher.

Si l'on tient compte des chiffres cités plus haut (BANNEROT, 1963), on peut estimer qu'en France, des plantations constituées exclusivement de plantes comparables à la fraction la meilleure des aspergeraies actuelles devraient permettre de doubler les productions par hectare, en dehors de tout autre effort de sélection. L'uniformisation des rendements individuels à un niveau élevé est donc la première étape à franchir pour assurer le relèvement du rendement moyen.

Pour être tout à fait satisfaisants, les produits obtenus devront aussi être homogènes en qualité (calibre et forme) et en précocité.

Cependant, tous les chercheurs n'envisagent pas l'amélioration de l'Asperge de la même façon : HUYSKES (1964), qui poursuit aux Pays-Bas un programme de sélection de cette espèce, place au second plan le souci d'uniformité et établit un schéma de travail différent fondé en particulier sur la sélection massale et l'utilisation d'individus présentant des caractères intéressants (résistance au froid, absence de fibres dans les turions). L'intérêt de ces caractères, qui sont probablement complexes, ne fait aucun doute mais le problème est précisément de les fixer rapidement chez cette espèce dioïque.

Si nous parvenons à obtenir des populations génétiquement uniformes, nous pourrons étudier les facteurs du rendement et mieux connaître l'hérédité des caractères intéressants. Si le nombre de ces populations est assez grand pour offrir une gamme étendue de phénotypes, il nous appartiendra de choisir ensuite celles qui présenteront le ou les caractères souhaités. Ces caractères se retrouveront déjà fixés dans les populations. C'est pourquoi l'obtention, en première urgence, de nombreuses populations génétiquement uniformes nous paraît préférable. C'est l'objectif que nous poursuivons depuis 1962.

Notre programme de sélection a donc un double but :

1. Assurer, dans un avenir proche, l'augmentation des rendements individuels en créant des plantations composées d'individus productifs.

2. Obtenir, dans un avenir plus lointain, des populations génétiquement uniformes.

B — *Les méthodes*

La biologie de l'Asperge et l'état actuel des connaissances ne permettent pas de concevoir un programme d'amélioration selon les méthodes classiques. Il est aussi impossible d'attendre l'obtention de renseignements nouveaux concernant l'espèce pour entreprendre sa sélection.

1. *Utilisation de bonnes plantes repérées dans les plantations existantes*

Pour atteindre notre premier objectif, nous pouvons repérer des plantes pour leur productivité, leur précocité ou la qualité de leurs produits et les prendre comme point de départ pour obtenir un matériel amélioré soit par multiplication végétative, soit par hybridation.

a) *Multiplication végétative.*

La pérennité de l'espèce permet théoriquement d'envisager la fragmentation des meilleures griffes pour aboutir à des clones plus productifs, plus précoces ou de meilleure qualité que la population d'où sont issues les plantes choisies. De plus, il

est probable que ces clones présenteront une bonne homogénéité. Le problème à résoudre est la multiplication des fragments en nombre suffisant pour constituer une plantation à partir d'une plante unique. On a vu que la culture d'explantats, si elle était mise au point, pourrait fournir la solution de ce problème, encore que son application à une production « industrielle » des griffes nous paraisse très hypothétique.

b) *Hybridation.*

En utilisant les plantes les meilleures d'une population comme géniteurs dans des croisements contrôlés, on peut espérer combiner des génomes riches en gènes dominants favorables. Les hybrides ainsi obtenus, bien qu'ils ne constituent pas des populations homogènes, peuvent, dans certains cas, représenter, dans leur ensemble, d'heureuses combinaisons géniques jouissant d'une sorte de complémentarité bénéfique des allèles parentaux, qui se montreront supérieures au niveau moyen de la population. L'étude de leurs productions permet en 6 ou 7 ans, par référence à des lots commerciaux servant de témoins, de mettre en évidence l'intérêt de certains croisements dont il restera à multiplier les parents par voie végétative pour permettre la production en grand des semences hybrides. D'autre part, l'appréciation de la valeur des hybrides doit tenir compte de leur hétérogénéité : elle ne peut être judicieuse que si elle utilise les données individuelles, ce qui complique beaucoup les observations et confirme la nécessité de mettre au point des tests d'appréciation précoce qui permettraient de juger les plantes dès leur jeune âge et d'éliminer rapidement les hybrides comportant une proportion importante d'individus inférieurs.

2. *Création d'un matériel nouveau : les lignées homozygotes*

Pour atteindre notre deuxième (et principal) objectif. la méthode la plus sûre est la création de lignées homozygotes. De telles lignées, si nous les détenions, offriraient un double intérêt : d'une part elles ouvriraient un champ favorable aux études préliminaires dont la nécessité a été exposée plus haut, en mettant à la disposition des chercheurs un matériel de travail homogène et fixé ; d'autre part elles permettraient la création de F_1 susceptibles de fournir une solution au problème de l'amélioration de l'Asperge. Ces F_1 seraient en effet génotypiquement homogènes et pourraient représenter, si les lignées parentales et leurs combinaisons sont bien choisies, un progrès par rapport aux populations actuelles pour la quantité ou la qualité de la production. La création de ces F_1 retient particulièrement notre attention et constitue l'objectif principal de notre programme. Elle implique la résolution préalable du délicat problème de l'obtention de lignées homozygotes. Trois solutions peuvent être envisagées pour y parvenir :

— La dioecie de l'espèce ne laisse en principe qu'une possibilité pour atteindre l'homozygotie par les moyens classiques : le croisement « frère-sœur », qui doit permettre d'atteindre un degré satisfaisant d'homozygotie en (5 ou 6) $\times$ 3,27 générations à raison de 2 ans au moins par génération. Les délais nécessaires sont beaucoup trop importants pour qu'une telle méthode puisse être retenue.

— L'existence de plantes bisexuées (mentionnée plus haut) ouvre une autre voie à la recherche de lignées homozygotes : la possibilité d'autoféconder ces plantes

permet théoriquement d'atteindre un niveau satisfaisant d'homozygotie en quelques générations, comme chez les plantes autogames. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que la fertilité des plantes bisexuées est faible dans la plupart des cas, que parmi les descendants certains seulement sont eux-mêmes bisexués (donc autofécondables) — leur nombre est, on l'a vu, extrêmement variable selon la plante-mère dont on est parti — ce qui limite les possibilités de choix et que, d'autre part, on ne peut identifier les descendants bisexués qu'après leur première fructification soit, dans la plupart des cas, 2 ans seulement après le semis (ce qui retarde le progrès vers l'homozygotie).

Enfin, les plantes bisexuées qui devraient servir de souche de départ sont rares dans les populations courantes et le choix serait très restreint. Dans ces conditions, il ne paraît pas utile d'engager une sélection appelée à durer au minimum 8 à 10 ans, à partir de plantes-mères ayant peu de chances d'une part de posséder des qualités intéressantes et d'autre part de pouvoir, le cas échéant, les transmettre.

— Une troisième solution au problème de l'obtention des homozygotes consiste à utiliser des individus haploïdes dont le génome serait doublé par l'application de substances mitoclasiques ou par tout autre procédé.

Cette méthode diffère fondamentalement des procédés courants en ce qu'elle conduit instantanément à un matériel homozygote et que le travail de sélection n'intervient qu'après cette fixation.

En ce sens, les deux procédés précédemment envisagés (croisement frère-sœur et autofécondation de plantes bisexuées) paraissent mieux adaptés aux besoins de l'amélioration mais les possibilités de choix qu'ils offrent avant fixation sont illusoires : les délais nécessaires pour apprécier la production d'une plante, contraignent en effet le sélectionneur, désireux de gagner du temps, à travailler sur les plantes les premières fleuries et non sur celles qui seraient apparues quelques années plus tard comme les plus intéressantes.

Par contre, la méthode utilisant les haploïdes permet, en principe, d'aboutir très rapidement à un matériel homozygote stable. C'est pourquoi nous l'avons retenue pour notre programme d'amélioration de l'Asperge. Les travaux s'y rapportant feront l'objet d'une publication ultérieure.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

PROBLEMS IN THE IMPROVEMENT OF « ASPARAGUS OFFICINALIS » L.

I. BIOLOGY AND IMPROVEMENT

Asparagus is a not a well known species and has been little improved. Present populations show great individual variability in yield and quality of the produce. The breeder encounters biological problems, the main ones being linked with the dicœcism of the species and the physiology of the vegetative system.

Dicœcism is an obstacle to self-fertilization ; but it is not absolute. The observations led to the identification of three morphological types of flower : type 1 = female, type 2 = hermaphrodite, type 3 = male or intermediate. The production of berries can occur in any of these three types, as

types 2 and 3 can be « female-fertile » in certain plants (hermaphrodite or andromonœcious) and under certain environmental conditions which have yet to be defined. The male plants can carry flowers either of type 2 or of type 3. They are distinguished functionally but not morphologically from the bisexuals. The secondary sexual characteristics are of a quantitative order, with a significant yield superiority in the males. Under natural conditions the usual ratio of the individuals follows the distribution : 1 female, 1 staminate. The rate of the occurence of bisexuals is low (about 1 p. 100), The staminate sex is determined by the presence of one or two dominant sexual factors. The determinism of the bisexual character among the staminates (which is still little understood) seems to be linked to genetic and occasionally external factors.

The physiology of the vegetative system is an obstacle to rapid progress in selection. Work is concerned with :

a) early evaluation of individuals and populations by using correlations between the characteristics of the young plant and the subsequent yield ;

b) shortening the duration of generations by accelerating flowering ;

c) rapidly establishing clones from interesting plants by sterile culture of explants.

The improvement programme aims at standardizing individual yields at a high level of quantity and quality. In the near future, an increase in individual yields could be obtained by crossings between individuals whose genomes could complete one another favourably. In the more distant future, obtaining homozygous lines numerous enough to allow selection would lead to the creation of homogeneous and productive F_1. These lines may be obtained from haploid individual whose genome is doubled by the application of chemicals.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM H., SKIEBE K., 1964. Frühteste in der Spargelzüchtung. *Züchter*, **34**, 3, 97-101.

ASTREGO G. J., 1951. Rassen selectie en hiermedde samenhangende problemen bij de aspergetelt. *Med. Dir. Tuinb*, **14**, 657-671.

BANNEROT H., 1963. Résultats actuels d'un essai variétal d'Asperge. *C. R. Journ. internation. de l'Asperge*. Blois 23-25 mai 1963.

BREITENBACH W., 1878. Über *Asparagus officinalis* L., eine trioische Pflanze. *Bot. Zeitung*, **36**, 163-167.

CORRENS, 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. *Handb. Vererbungswissensch.*, **2**, 2-138 (in FLORY).

CURRENCE T. M., 1947. Progeny tests of asparagus plants. *J. agric. Res.*, **74**, 3, 65-76.

CURRENCE T. M., RICHARDSON., 1937. Asparagus breeding studies. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **35**, 554-557.

ELLISON J. H., et *al.*, 1960. Estimating comparatif yields of asparagus strains without full season harvest records. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **76**. 376-381.

ELLISON J. H., SCHERMERHORN L. G., 1958. Selecting superior asparagus plants on basis of earliness. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **72**, 353-359.

ELLISON J. H., SCHEER D. F., 1959. Yield related to brush vigor in asparagus. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.* **73**, 339-344.

ELLISON J. H et *al.*, 1960. Asparagus yield as related to plant vigor, earliness and sex. *Proc. Amer. Soc hortic. Sci.*, **75**, 441-415.

FLORY W. S., 1932. Genetic and cytological investigation on *Asparagus officinalis* L. *Genetics*, **17**, 432-467.

FRANKEN A. A., 1963. Enkele aspecten van het veredelings werk bij Asperge. *Med. Proefstation Alkmaar*, **25**, 1-35.

FURUSATO K., SHIMOTSUMA M., 1960. A preliminary note on sex expression and cytological observations in induced autopolyploid *Asparagus officinalis*. L. *Seiken Siho*, **11**, 38-42.

GALSTON A. W., 1947. On the physiology of root initiation in excised asparagus stem tips. *Amer. J. Bot.*, **35**, 281-287.

GHISLENI P. L., 1958. Aggiornamenti su problemi biologici e genetici dell' Asparago (*Asparagus officinalis* L.). *Allionia*, **4**, 37-50.

GORTER C. J., 1965. Vegetative propagation of *Asparagus officinalis* by cuttings. *J. hortic. Sci.*, **40**,177-179.

HANNA G. C., 1934. Summary of performance records of individual plants of *Mary Washington* asparagus. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **32**, 493.

HANNA G. C., 1938. Yield studies as related to asparagus breeding. *Proc. Amer. Soc. hortic., Sci.*, **36**, 677-679.

HANNA G. C., BAKER G. A., 1951. Analysis of asparagus fields trials on the basis of partial records. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **57**, 273-276.

HAYASE H., KOMACHI S., 1951. Sexual differenciation of asparagus utilizing the degree of resistance to toxic action of potassium chlorate. *Res. Bull. Hokkaido Agric. exper. Stn*, **66**, 85-91.

HUCHEL A., 1931. Wieviel Ertrag bringt eine Sparzelpflanze ? *Obst und Gemüsebau, Sonderheft*, **3**, 24.

HUNTER A. W. S., 1953. Chromosome numbers in twin plants of asparagus. *Genetics and Cytology (Canada Dept. Agric. hortic. Division Progr. Rep., 1949-1953)*, 22-23.

HUYSKES J. A., 1964. Tien jaar veredelingsonderzoek bij Blad-en-Stengelgroenten 1954-1964. *Med. Inst. Vered. Tuinb.*, **230**, 18-21.

HUYSKES J. A., SNEEP J., 1962. Spargel *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, 2 Auflage, **6**, 131-148.

IRIZARRY H. et *al.*, 1965. Inheritance of persistant greencolor in *Asparagus officinalis*. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **87**, 276-278.

ISHII K., 1955. Cytological studies on some *Asparagus*. I. Chromosome numbers and karyotype of some *Asparagus*. *Nihon Univer., Bull. Coll. Agric. veter. Sci.*, **4**, 1-12.

ISHII K., 1957. Cytological studies on some *Asparagus*. 2. On the relation to some *Asparagus* plant from the stand point of karyotype. *Nihon Univer., Bull. Coll. Agric. veter. Sci.*, **7**, 30-35.

JIYIMA T., 1951. Studies on vitamin B_1 content in respect of sexual differentiation in plants and in inter-varietal hybrids. *Bull. Fac. Agric. Shinshu Univer.*, **1**, 53-56.

KAMO I., 1920. Einige Beobachtungen über die Chromosomen von *Asparagus officinalis* L. *Bot. Mag., Tokyo*, **43**, 127-133.

KIDNER A. W., 1951. The breeding and cultivation of asparagus. *J. r. hortic. Soc.*, **76**, 134-138.

LEWITSKY G. A., 1924. On the phenomena of abortion in the organs of reproduction of *Asparagus officinalis* L. *Bull. applied Bot., Leningrad*, **25**, 113-142.

LOO S. W., 1945. Cultivation of excised stem tips of asparagus *in vitro*. *Amer. J. Bot.*, **32**, 1. 13-17.

MALHOTRA R. C., 1930. The sex ratio in *Asparagus officinalis* L. and its artificial modification. *J. Genet.*, **23**, 157-172.

NORTON J. B., 1913. Methods used in breeding asparagus for rust resistance. *U. S. Dept. Agric., B. Plant Indust., Bull.* **263**, 1-60.

PEIRCE L. C., CURRENCE T. M., 1962. The inheritance of hermaphroditism in *Asparagus officinalis* L. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **80**, 368-376.

RANDALL T. E., RICK C. M., 1945. A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis*. L. *Amer. J. Bot.*, **32**, 560-569.

REIMANN-PHILIPP R. et *al.*, 1960. Cytologische Untersuchungen zur Identifizierung der Geschlechtschromosomen bei *Asparagus officinalis* L. in Verbindung mit der Züchtung rein männlicher Sorten. *Z. Pflanz. Zücht*, **42**, 295-304.

RICK C. M., HANNA G. C., 1943. Determination of sex in *Asparagus officinalis* L. *Amer. J. Bot.*, **30**, 711-714.

ROBBINS W. W., JONES H. A., 1925. Secondary sex characters in *Asparagus officinalis* L. *Hilgardia*, **1**, 183-202.

ROBBINS W. W., JONES H. A., 1926. Sex as a factor in growing asparagus. *Proc. Amer. Soc., hortic. Sci.* **23**, 19-23.

ROBBINS W. W JONES H. A., 1928. The asparagus industry in California. *Univ. California, Bull.*, **446**.

SCOTT L. E., et., *al.*, 1939. Effects of certain treatments on carbohydrate reserves of Asparagus crowns. *South Carol. Agric. Exper. Stn. Bull.*, **321**.

SHOJI T., NAKAMURA T., 1928. On the dicœcism of garden asparagus (*A. officinalis* L.). *Jap. J. Bot.*, **4**, 125-151.

SKOOG F., TSUI C., 1951. Growth substances and the formation of buds in plant tissues. in SKOOG F. (Ed.) : *Plant growth substances*, Univer. Wisconsin Press, 263-285.

SNEEP J., 1953. The significance of andromonœcy for the breeding of *Asparagus officinalis* L. *Euphytica*, **2**, 89-95 et 224-228.

SUGAWARA T., 1948. The sex of plants and vitamin contents. *J. hortic. Assoc. Japan*, **17**, 204-208.

THOMPSON C. H., ROBB D. J., 1946. Asparagus selections and certain cultural pratices compared for yield, earliness and sex ratio. *Sci. Agric.*, **26**, 289-299.

TIEDJENS V. A., 1925. Some physiological aspects of *Asparagus officinalis* L. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **21**, 129-140.

VAZART B., 1959. Biologie florale de l'Asperge (*Asparagus officinalis* L.) *Rev. gén. Bot.*, **66**, 405-418.

WELLENSIEK S. J., 1949. De selectie van eenjarige mannelijke aspergeplanten. *Med. Dir. Tuinb.*, **12**, 876-889.

WELLENSIEK S. J., JONKER H., 1957. The effect of selection of very young asparagus plants. *Med. Dir. Tuinb.*, **20**, 506-511.

WESTERGAARD M., 1958. The mechanism of rex determination in dicœcious flowering plants. *Adv. Genet.*, **9**, 217-281.

YARNELL S. H., 1954. Cytogenetics of the vegetable crops (*Asparagus officinalis* L. var. *altilis* L.). *Bot. Rev.* **20**, 319-323.

YEAGER A. F., SCOTT D. H., 1938. Studies of mature asparagus plantings, with special reference to sex survival and rooting habits. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **36**, 513-514.

YOUNG R. E., 1937. Yield growth relations in asparagus. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **35**, 576-577.

ZILM B., 1966. Zytogenetische Untersuchungen an *Asparagus officinalis* L. in ihrer Bedeutung für die Züchtung reinmännlicher und polyploiden Sorten. *Z. Pflanz. Züchl.*, **56**, 1-26.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (1), 67-82.

LA COMPÉTITION ENTRE GÉNOTYPES ET SES EFFETS SUR LES CARACTÈRES QUANTITATIFS DE LA LUZERNE (1)

N. CHALBI (2)

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan

SOMMAIRE

Il s'agit ici d'un premier compte rendu de travaux réalisés pour l'étude du phénomène de la compétition entre génotypes de Luzerne. La description d'une technique expérimentale particulière à ce travail est suivie de résultats concernant de nombreux caractères quantitatifs dont un seul, le nombre d'inflorescences, est présenté en détail, à titre d'exemple, pour l'étude des modifications plastiques dues à la compétition.

La notion de modification plastique relative entraîne des considérations sur la signification biologique et l'aspect évolutif de ce problème.

INTRODUCTION

Le développement d'une plante dépend, pour une bonne part, de la composition du milieu extérieur où elle se trouve, et qui est son environnement. Quantitativement, ce milieu agit sur l'expression phénotypique de chaque structure génétique par l'harmonie et la distribution de ses facteurs, dont les principaux sont l'espace, l'eau, la lumière, les éléments nutritifs, la température, le sol, etc.

Un souci important du généticien qui effectue une sélection pour les caractères quantitatifs, consiste à estimer la variation due à l'environnement et à la séparer de celle due à l'information génétique dont la plante est munie. Un souci plus important est celui de réduire au minimum la première afin de pouvoir mesurer avec

(1) Cette publication recouvre en partie le travail d'une thèse de doctorat d'État ès Sciences, Faculté des Sciences de Paris.

(2) Adresse permanente à partir de 1969 : S. E. Agriculture à Tunis.

le plus d'efficacité la seconde. Dans la majeure partie des cas, une espèce végétale utile est amenée à se développer et à produire en condition de peuplement dense, bien que la sélection, à la base ait été réalisée sur la plante isolée. Chaque plante individuelle qui prospecte un élément du milieu extérieur se trouve alors soumise à une contrainte due à l'existence dans ce milieu d'un ou plusieurs concurrents ayant chacun son activité propre. L'effet de compétition se présente alors comme une composante biologique de l'environnement et il faut penser qu'elle contribue à sa variation.

Aussi citons-nous à ce propos, la phrase de Y. DEMARLY (1964) « un aspect de la compétition qui chez les végétaux passe inaperçue, est l'effet de compétition à l'intérieur d'une même espèce : compétition intraspécifique. Ses conséquences agronomiques sont considérables. »

Il est important de souligner ici que notre étude se limite à la compétition intraspécifique, ou encore intergénotypique.

La littérature scientifique montre que le phénomène de la compétition intergénotypique a suscité de nombreux travaux de recherche, dans des voies très diverses ; l'examen des principales études entreprises l'indique comme étant un phénomène d'une complexité notable.

— H. V. HARLAN et M. L. MARTINI (1958) d'une part, A. COIT et C. A. SUNESON (1949) d'autre part montrent que dans une population d'Orge composée de plusieurs génotypes la compétition aboutit après quelques années à l'élimination de certains d'entre eux.

— KAN ICHI SAKAI et ses collaborateurs (1953 etc.) ont réalisé de très nombreuses expériences sur le Riz et l'Orge. Ils en déduisent les conclusions suivantes. L'indépendance qui existe entre l'aptitude à la compétition et la vigueur (mesurée par le rendement) d'une part, et l'existence dans une même espèce d'une variabilité intergénotypique de l'aptitude à la compétition d'autre part, les portent à admettre que cette aptitude est contrôlée par un ou plusieurs gènes. Elle est par ailleurs fonction de l'espacement et du nombre des compétiteurs.

— Pour C. S. CHRISTIAN et S. G. GRAY (1941) des différences importantes entre les poids des graines et entre les vitesses de croissance dans des mélanges expérimentaux de populations de Blé entraînent une compétition qui a pour effet de diminuer la valeur des caractères quantitatifs associés au rendement. Les auteurs considèrent la sélection sur plante isolée inefficace lorsque le but recherché est l'amélioration de l'aptitude au rendement.

— Y. DEMARLY, P. GUY et M. T. CHESNEAUX (1964) conclurent à la suite d'une expérience sur la Luzerne au stade jeune, destinée à analyser la puissance compétitive des grosses graines relativement aux petites : « Il apparaît très nettement une corrélation entre le caractère grosse graine et la puissance compétitive. »

— Les mêmes auteurs, analysant une autre expérience sur la Luzerne, soulignent que la réduction de l'espacement entre plantes d'une même variété (de 32 cm à 1 cm) a pour effet d'entraîner des modifications plastiques importantes au niveau de certains facteurs du rendement tels : grosseur des tiges, nombre de tiges, poids des plantes.

— T. YAMADA (1960) a constaté aussi des variations pour quelques caractères quantitatifs chez l'Orge sous l'effet de la compétition. Il admet que l'aptitude à la

compétition peut être expliquée sans qu'il soit besoin de faire intervenir l'hypothèse du contrôle par un facteur génétique simple.

— P. Guy (1965) admet que la similitude des besoins des concurrents est un facteur essentiel de la compétition.

— K. Mather (1961) estime qu'une population où la compétition opère dans certaines conditions, peut présenter dans d'autres conditions une neutralité ou même une coopération.

Il n'est pas dans notre objectif d'établir une revue complète des très nombreux faits scientifiques inscrits au compte de la compétition intergénotype. Nous avons simplement voulu, par cet apport, introduire ceux qui nous paraissent avoir une incidence utile sur la suite de ce texte. Celui-ci résume l'analyse et la discussion d'une série d'observations personnelles et d'expérimentations réalisées sur des variétés ou génotypes de Luzerne de structure génétique connue. Il s'agit de créer des populations expérimentales composées chacune d'une combinaison de deux génotypes à la fois et de mesurer par la variation des caractères quantitatifs ou modifications plastiques, les effets de la compétition intergénotypique sur le phénotype de chaque constituant du mélange expérimental. Il s'agit donc d'un type d'études nouveau, visant à analyser quantitativement chez la Luzerne l'effet de compétition d'une structure génétique donnée, exerçant son action sur une autre structure génétique.

Chaque génotype figure aussi tout seul dans les mêmes conditions de l'expérience et fournit un moyen de comparaison.

Il est utile ici de préciser le rôle que joue dans le développement de la plante, le phénomène que nous nous proposons de présenter. Pour cela nous devons entreprendre une expérimentation à densité constante et écarter ainsi de cette étude de la compétition tout phénomène qui surviendrait d'une variation de la densité. Celle-ci n'intervient que pour augmenter ou diminuer la disponibilité en milieu extérieur que prospecte chaque plante.

Nous devons aussi éliminer toute compétition due à une cause fortuite ; ainsi une hétérogénéité de l'environnement qui crée une différence de fertilité entre niches individuelles, c'est-à-dire du milieu physique au niveau de chaque plante, crée en même temps un départ de végétation inégal et favorise certaines plantes aux dépens d'autres.

Nous devons aussi écarter la compétition « intragénotypique » qui peut exister du fait de la différence de vigueur des plantes ou du pouvoir germinatif des graines pour les individus d'un même génotype, et dont les effets se confondent statistiquement avec ceux du milieu.

Il faut entendre donc par compétition intergénotypique, en accord avec K. I. Sakai (1961), l'effet d'interaction ou d'interférence des activités biologiques qui opère sur les individus de génotypes différents, appartenant à une même population.

Compte tenu de cette mise au point, nous nous proposons donc :

— De mettre en évidence sur la Luzerne l'existence d'interférences biologiques dues à la compétition intergénotypique et de déterminer ceux des caractères phénotypiques sur lesquels le phénomène influe ;

— D'étudier l'importance de la modification plastique pour chaque génotype en compétition, en déterminant la variation relative et le signe dont elle est affectée, par rapport au génotype cultivé en parcelle pure.

MATÉRIEL ET MÉTHODOLOGIE EXPÉRIMENTALE

1. *Le matériel variétal*

Nous avons utilisé quatre structures génotypiques de Luzerne. Ce sont :

Cardinal
S. L.
Mulasserie
Hybride *61-41*

Nous les désignerons respectivement par les génotypes C, S, M, H, dans ce qui suit. Il est intéressant de noter que ces structures diffèrent tant par leur phylogénie que par leur degré d'homogénéité (1).

2. *Technique expérimentale*

Ces génotypes ont été associés dans toutes les combinaisons possibles deux à deux ainsi chacun figure sur une ligne donnée :

— en compétition avec l'un des autres,
— ou en compétition avec lui-même (parcelle pure).

Nous avons choisi, afin de réduire le nombre des inconnues possibles, le dispositif monodimensionnel, qui présente l'avantage d'être celui où les interactions entre individus sont théoriquement

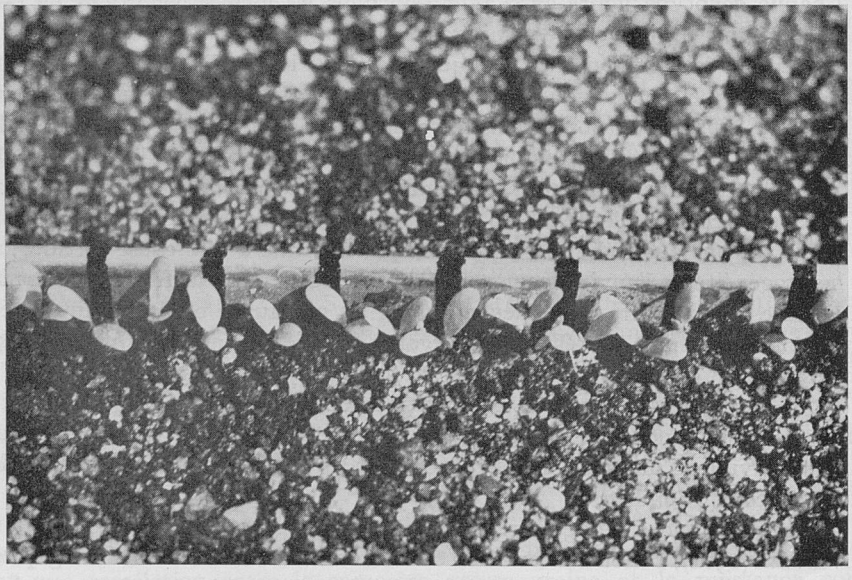


FIG. 1 *a*. — *Dispositif d'implantation de la ligne de compétition au stade « Feuilles cotylédonaires »*

les plus simples. Dans chaque combinaison, les individus d'un génotype donné se trouvent systématiquement en alternance avec ceux d'un autre à raison d'un centimètre d'intervalle. K. I. SAKAI (1954, 1955, 1957) dit à ce propos : « la pression de compétition est constante lorsque la distance entre plantes l'est ».

(1) S, M, H font partie d'un matériel génétique expérimental appartenant à la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan, et nous ont été confiés en vue de cette expérimentation. C est connu dans le commerce.

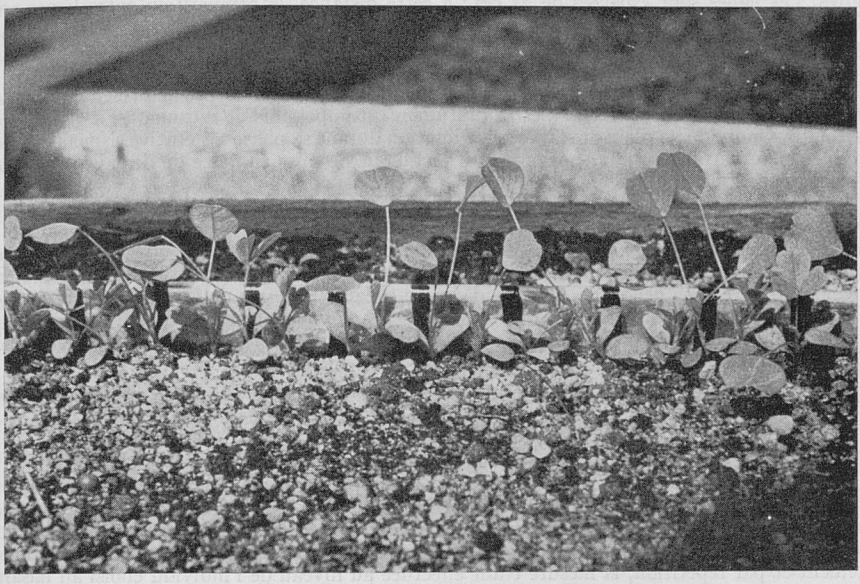


FIG. 1 *b*. — *Plantules en place au stade jeune*

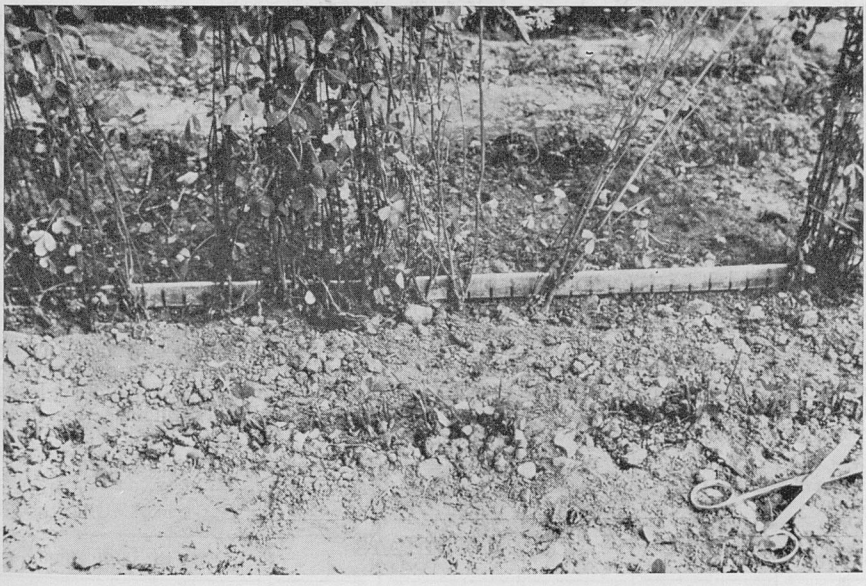


FIG. 2. — *La ligne de compétition au moment de la récolte*

Dans les parcelles pures, seules les graines d'un génotype figurent, toujours à un centimètre d'intervalle.

Une parcelle d'association comprend 6 lignes de 1 mètre de longueur chacune ; 2 servent de bordures et 4 sont utilisées pour les prélèvements à raison de 2 pour chaque concurrent, afin que les données propres à chacun soient indépendantes. Les parcelles pures n'ont que 4 lignes dont 2 en

bordures. Les lignes sont espacées de 25 cm ; à cette distance, la compétition entre lignes semble négligeable relativement à celle qui a lieu sur la ligne. L'essai a été disposé en cinq « blocs au hasard » complets dont un a été par la suite éliminé. Les graines utilisées ont été calibrées à l'aide des tamis Saulas et Cie (entre 0,8 et 1 millimètre).

Comme dans la plupart des plantes fourragères, aucun de ces génotypes ne présente de caractère marqueur génétique apparent. Aussi, est-il pratiquement impossible de reconnaître à quel génotype appartient un individu en place et suivre son évolution durant sa phase végétative. Nous avons résolu ce problème en mettant au point un dispositif technique de mise en place de l'essai et qui a donné des résultats satisfaisants.

Au moment du semis, une bande d'aluminium de 2 cm de largeur et de la longueur de la ligne de compétition, est enterrée à moitié par sa tranche longitudinale, son plan perpendiculaire à celui du sol. Elle est consolidée dans cette position par deux cavaliers métalliques, un à chaque extrémité. Cette bande est marquée à l'encre noire indélébile tous les deux centimètres. Dans une combinaison donnée, les graines d'un génotype, gonflées d'eau au préalable en vue de faciliter la manipulation et garantir une germination homogène, sont disposées à l'aide de pinces en face des marques, et enterrées, celles de l'autre entre les marques. Il devient alors aisé de reconnaître chaque structure génétique durant la première année (fig. 1 et 2).

3. *Caractères quantitatifs utilisés*

Afin de pouvoir caractériser tout ce qui, dans la morphologie, peut contribuer à nous renseigner sur l'effet de la compétition, nous avons recueilli des données biométriques à divers stades végétatifs. En raison du nombre des données et pour éviter que le matériel n'évolue de façon notable durant le prélèvement, l'échantillonnage a été fixé pour les quatre répétitions à raison de 10 plantes par traitement et par répétition, la mesure étant effectuée au niveau de l'individu choisi au hasard sur la ligne.

Les relevés suivants ont été réalisés :

a) Relevé en champ sur les plantes en place (fin mai).

— Nombre total de feuilles à 40 jours

b) Dépouillement en laboratoire d'un échantillonnage prélevé en pleine floraison (début août).

— Hauteur individuelle.
— Nombre total de tiges.
— Nombre de tiges florifères par plante.
— Nombre d'inflorescences par plante.
— Nombre de fleurs par inflorescence moyenne.
— Poids total de matière sèche par plante.

c) Dépouillement en laboratoire d'un dernier échantillonnage (début octobre).

— Nombre de grappes mûres par plante.
— Nombre de graines par plante.

Ces caractères qui constituent les composantes du rendement sont classiquement considérés comme étant contrôlés par la nature génotypique. Leur valeur peut donc être prise comme une caractéristique variétale. P. Guy (1964) a utilisé par exemple le nombre total de feuilles et le nombre total de tiges par plantes comme critères de classement pour étudier les différences de croissance entre écotypes de Luzerne.

RÉSULTATS

Chacun des caractères étudiés comprend 16 séries numériques correspondant chacune aux 16 traitements que donne la combinaison des génotypes, C, H, M, S, deux à deux augmentée des parcelles pures.

Dans une parcelle où le mélange est CS par exemple, nous avons les deux données indépendantes suivantes :

— C_S : indique qu'il s'agit de la valeur du caractère porté par C, en présence de S ; C est le génotype producteur et S son compétiteur.

— S_C désigne sa réciproque.

Par ailleurs, C indique qu'il s'agit du cas où C est en parcelle pure.

1. *Analyse de l'ensemble des données expérimentales*

Il a été procédé à l'analyse particulière de chacun des caractères énumérés. La méthode de la comparaison des moyennes, appliquée aux différents traitements que comporte un caractère a révélé des différences hautement significatives entre les moyennes d'un génotype donné lorsque son compétiteur varie.

Faute de pouvoir exposer ici le détail de tous les résultats, qui seront publiés ultérieurement, nous étudierons à fond seulement le cas d'un caractère, le nombre d'inflorescences, choisi ainsi pour sa similitude avec la plupart des autres. Nous nous limitons cependant à signaler l'essentiel des résultats de l'ensemble des données :

— Tous les caractères observés accusent des modifications plastiques significatives dues à l'effet de la compétition.

— Cependant, pour un génotype donné, tous les caractères ne sont pas obligatoirement touchés et avec la même intensité.

— Comparativement au génotype seul, la présence d'un autre peut entraîner une modification plastique relative dont l'importance et le signe indiquent l'existence d'avantages ou de désavantages dus à la compétition. Des situations d'indifférence ont été rencontrées. Ce point sera approfondi plus loin.

— La comparaison des déformations plastiques subies par un génotype donné pour les différents caractères, montre qu'en moyenne la compétition modifie, lorsque c'est le cas, dans le même sens l'ensemble de la morphologie. Le tableau 1 illustre cette notion pour les différents caractères pris à un même stade. Il s'agit des coefficients de corrélation des moyennes des 16 traitements pour les caractères pris deux à deux et relatifs à un même échantillonnage :

TABLEAU 1

	Hauteur	Matière sèche	Tiges	Tiges florifères	Inflorescences
Hauteur	—	0,939	0,474	0,880	0,910
Matière sèche		—	0,705	0,987	0,960
Nombre total de tiges			—	0,765	0,687
Nombre total de tiges florifères				—	0,955
Inflorescences					—

Seuil 0,05 = 0,490.

2. *Étude d'un caractère : le nombre d'inflorescences*

a) *Les données expérimentales* :

Il s'agit du nombre total des inflorescences par plante, ayant au moins une fleur ouverte. Pour éviter un biais systématique dû à la différence de précocité nous avons choisi le moment où la floraison semblait également avancée pour l'ensemble des génotypes utilisés, biais d'autant plus négligeable que la comparaison a pour référence le résultat de la parcelle pure.

L'idée de présenter une étude approfondie de ce caractère à titre d'exemple est due au fait que :

— Les interactions biologiques entre génotypes, qui s'y trouvent décrites sont à l'image de la plupart des caractères étudiés dans cet essai.

— Parmi les caractères que nous avons observés dans cette expérience, c'est-à-dire en première année, le nombre d'inflorescence paraît celui qui a l'avantage d'être, au moins théoriquement, un stade caractéristique à la fois de l'aboutissement de la phase végétative et du début de la reproduction.

L'examen des données expérimentales indique pour la plupart des caractères étudiés une relation importante entre la variance et la moyenne à l'intérieur de chaque traitement et qui, sans doute, est en rapport avec les différences appréciables qui existent à la fois entre les variétés et entre les effets des différents traitements. La transformation $\log_{10}(x + 1)$ du nombre d'inflorescences par plante a rendu les variances comparables comme le confirme le critère de Bartlett : $\chi^2_{(15)} = 10{,}71$.

b) *Analyse.*

L'ensemble des données transformées a été soumis à une comparaison de moyennes par la méthode des blocs (1). L'effet traitement comporte dans cette analyse les différences de valeur pour ce caractère :

— Entre les génotypes (en parcelle pure).

— Entre les effets de différents compétiteurs sur chaque génotype

L'analyse de la variance pour les données transformées, comme l'indique le tableau 2, montre que ces différences sont significatives, alors que l'effet bloc n'a aucune influence remarquable.

TABLEAU 2

Sources de variation	d.d.l.	Carrés moyens	F calculé	F 0,05
Effet bloc	3	0,010 59	0,798	2,40
Effet traitement	15	0,130 06	9,801	1,91
Erreur	45	0,013 27		

(1) *Remarque* : Ces résultats ont été soumis à une analyse quantitative approfondie pour dégager les aptitudes moyennes et spécifiques en compétition et qui sera proposée ultérieurement à la publication.

Comme il a été annoncé plus haut, les quatre génotypes utilisés diffèrent par l'origine et la structure génétique. Il n'est donc pas étonnant de voir des différences nettes entre les quatre, dues vraisemblablement aux inégalités entre les facteurs qui contrôlent l'aptitude à fleurir et la précocité. Le graphique de la figure 3 schématise le classement par ordre décroissant des moyennes génotypiques des nombres d'inflorescences transformés.

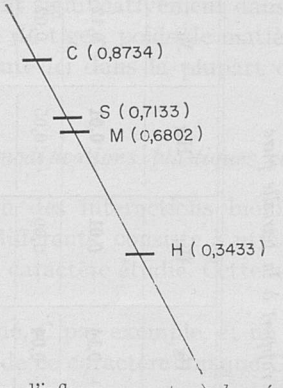


FIG. 3. — Log_{10} (nombre d'inflorescences + 1) *des génotypes en parcelle pure*

c) *Effets de la compétition intergénotypique.*

La figure 4 présente les moyennes de l'ensemble des traitements. Les nombres d'inflorescences moyens produits par un génotype donné, qu'il soit seul ou en compétition sont classés sur un graphique à part. L'examen de chaque graphique facilite alors la comparaison des déformations plastiques dues aux différents compétiteurs. La situation où le génotype se trouve en compétition avec lui-même sert de référence. Notons que la plus petite différence significative au seuil 0,05 est égale à 0,1719.

La figure 4 montre que la concurrence entre deux génotypes peut entraîner des modifications plastiques dont l'importance et la nature dépend de la structure compétitrice. On peut statistiquement classer la modification plastique selon trois situations possibles, pour les concurrents pris deux à deux :

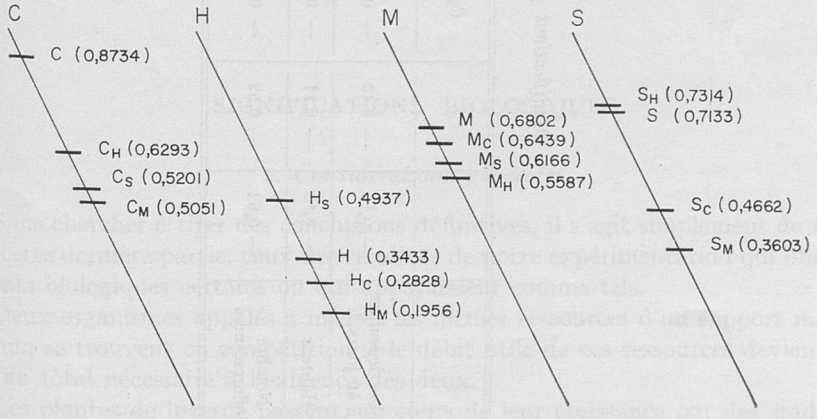


FIG. 4. — *Nombre d'inflorescences pour chaque génotype transformé en* Log_{10} (nombre d'inflorescences + 1)

TABLEAU 3

Modifications plastiques relatives pour C, S, M, H, par rapport à la parcelle pure

	C_S	C_H	C_M	S_C	S_H	S_M	H_S	H_C	H_M	M_C	M_S	M_H
Nombre de feuilles à 40 jours	— 0,14	— 0,13	— 0,04	— 0,20	— 0,12	— 0,14	+ **0,14**	+ **0,01**	+ **0,01**	— 0,12	— 0,11	— 0,12
Hauteur	— 0,15	— 0,11	— 0,16	— 0,07	— 0,01	— 0,12	+ **0,04**	— 0,09	— 0,05	+ 0,02	— 0,06	— 0,05
Nombre d'inflorescences	— 0,62	— 0,52	— 0,60	— 0,48	+ **0,02**	— 0,59	+ **0,67**	— 0,21	— 0,50	— 0,02	— 0,14	— 0,29

— Désavantage réciproque ou unilatéral : C_s et S_c se trouvent respectivement inférieurs à C et S, la concurrence entre C et S a pour effet de déprimer les deux. D'autre part, C et S sont tous les deux déprimés par M sans que celui-ci le soit nettement.

— Avantage réciproque ou unilatéral : H_s et S_H sont améliorés par rapport à H et S respectivement. Ces deux situations, qui sont bénéfiques pour chacun, quoique peu accusées ici, le sont significativement dans d'autres caractères (nombre de feuilles à 40 jours, nombre de tiges, poids de matières sèches, hauteur).

— Indifférence : M présente ici dans la plupart des caractères peu de modifications remarquables.

3. *Les modifications plastiques relatives*

Une meilleure illustration des interactions biologiques moyennes dues à la compétition entre génotypes différents, consiste à utiliser la notion de modification plastique relative pour chaque caractère étudié. Cette notion se définit de la manière suivante :

Si pour un génotype donné, C par exemple, et un caractère donné :

x_0 est la valeur moyenne de ce caractère lorsque C est en compétition avec lui-même.

x la valeur moyenne de ce caractère lorsque C est en compétition avec un autre génotype :

$$\frac{x - x_0}{x_0} = \frac{\Delta x}{x_0}$$

représente la modification plastique relative pour ce caractère, dans la confrontation considérée.

Cette notion a l'avantage de montrer, par sa valeur absolue, l'amplitude de la variation due à l'effet de compétition d'un génotype, et par son signe, si cette compétition est bénéfique ou désavantageuse.

Le tableau 3 indique les modifications plastiques relatives pour trois caractères : le nombre de feuilles à 40 jours, la hauteur et le nombre d'inflorescences ; nous traiterons du choix de ces caractères plus loin.

SIGNIFICATIONS BIOLOGIQUES

1. *Considérations générales*

Sans chercher à tirer des conclusions définitives, il s'agit simplement de retenir dans cette dernière partie, ceux des résultats de notre expérimentation qui illustrent des faits biologiques certains ou qui apparaissent comme tels.

Deux organismes appelés à utiliser les mêmes ressources d'un support matériel commun se trouvent en compétition si le débit utile de ces ressources devient inférieur au total nécessaire à l'exigence des deux.

Les plantes de luzerne passent, au cours de leur croissance par des stades critiques différents, ainsi : percement de la croûte, sortie des premières feuilles, élonga-

tion des entre-nœuds, apparition des ramifications, des boutons floraux etc. La quantité de leurs besoins évolue et augmente sans cesse au fur et à mesure qu'elles deviennent plus âgées. La plante jeune prospecte un milieu bien moins étendu qu'elle ne le fait une fois âgée.

Les différents génotypes d'une même espèce doivent avoir approximativement les mêmes besoins. Il faut penser que si le semis est régulièrement espacé comme c'est le cas ici, les interférences biologiques entre génotypes doivent être moindres au stade jeune et gagner en importance au cours du dépassement de chaque stade critique. Le moins apte à la compétition dépasse alors difficilement ce stade. Sa valeur finale en est le reflet. L'expérience montre, tableau 3 à l'aide des modifications plastiques relatives :

— Que les interférences biologiques entre génotypes induisent, chez les plantes ayant eu à triompher d'une élimination brutale qui se fait surtout au stade plantule, des modifications plastiques « relatives » qui sont cependant de moindre importance au stade jeune (nombre de feuilles à 40 jours) et deviennent plus élevées chez la plante âgée. Leur nature, positive ou négative, est rarement inversée d'un âge à l'autre. Ainsi pour C_s nous avons respectivement — 0,14 et 0,62 — pour C_M, nous avons respectivement — 0,04 et — 0,60.

— Qu'il est probable que les caractères morphologiques qui subissent la modification plastique au niveau de ces stades critiques sont ceux qui présentent un avantage adaptatif dans la vie de la plante. Le tableau 3 montre que la hauteur est diminuée ou augmentée avec moins de force que le nombre d'inflorescences. Ainsi, nous avons respectivement — 0,15 et — 0,62 pour C_s, et + 0,04 et + 0,67 pour H_s.

— En fait, l'augmentation de la hauteur pour H_s ne correspond pas à un étiolement dû à une souffrance pour le facteur lumière, mais plutôt à un avantage dû à une coopération, comme le montrent les autres caractères de H_s.

— Si on admet donc que les génotypes de Luzernes ont approximativement les mêmes besoins, la similitude des besoins, bien que nécessaire, n'est plus une loi suffisante. En effet, le tableau 3 montre que s'il y a des situations où la compétition est désavantageuse, il y en a d'autres où elle correspond à une coopération ou à une neutralité. Ce sont bien les trois situations décrites par K. MATHER.

2. *Aspect évolutif, aptitude à la compétition*

a) *Valeurs sélectives.*

On peut penser que le comportement d'un génotype dans une concurrence est à l'image de l'adaptation de sa propre formule génétique au milieu environnant qui agit sur sa croissance, celui-ci étant considéré comme composé du milieu matériel proprement dit et du concurrent qui s'y trouve.

Un fait déjà établi est que la « réserve de variabilité » dans un génotype allogame, composé en fait d'une population génétique, lui assure une meilleure adaptation aux conditions du milieu. Ce sont les formules génétiques les plus aptes à triompher de l'effet des pressions sélectives, pour atteindre l'âge de la reproduction, et prendre part à celle-ci, qui survivent, les formules les moins bonnes sont éliminées. Si la sélection naturelle conserve une certaine variabilité, c'est qu'il y a avantage à ceci. Il est donc théoriquement probable que la composition d'une population

génétique de Luzerne dans un milieu se maintienne ou évolue grâce à un système complexe d'avantages et de désavantages des types observés dans notre expérimentation.

L'élimination pure et simple se fait surtout au stade jeune comme il a été remarqué par Y. DEMARLY, P. GUY et Th. CHESNEAUX (1964) qui ont suivi une expérience sur la Luzerne pour étudier la compétition pendant les tout premiers jours. On sait par ailleurs, qu'il y a chez la *Luzerne de Provence* élimination des types à racines fasciculées.

Les plantes, normalement « désavantagées » et qui échappent à cette lutte d'extermination, ont par la suite un développement moins important ; elles subissent des modifications plastiques, comme le montrent les résultats que nous avons décrits. Il est évident, qu'un génotype qui perd du fait de la compétition, 50 p. 100 de la quantité potentielle d'organes floraux qu'il présente en dehors de toute concurrence, a, *a priori*, son rôle diminué pour autant lors de la reproduction ; les résultats indiqués sur le tableau 3 montrent de nombreuses situations où cet aspect se présente. Il est important de noter ici que lorsque c'est le cas, c'est l'ensemble des caractères qui sont modifiés, le génoytpe apparaît alors comme ramené à un type morphologique plus réduit, probablement moins exigeant.

Le résultat d'une compétition intergénotypique, dans le modèle expérimental adopté ici, s'apparente à celui d'un rapport de forces. On peut à l'image de la sélection naturelle, supposer qu'il existe pour chaque génotype constituant le mélange expérimental, une valeur sélective qui illustre sa probabilité d'atteindre l'âge de la reproduction et de prendre part à celle-ci. L'évolution sous l'effet de la compétition peut alors être illustrée par un produit final, le nombre moyen de graines produites. MATHER (1961) dit à ce propos : « La compétition est un agent, sûrement l'un des principaux de la sélection naturelle. »

En effet quoique l'été 1965 à Lusignan ait été humide en général, peu favorable à la production de graines pour la Luzerne, nous avons pu recueillir les résultats qui figurent au tableau 4. Il s'agit, pour les génotypes C et S de la variation relative du nombre de graines produites par chaque concurrent, la parcelle pure servant de référence. Du fait de la disposition de l'essai, la pollinisation est incontrôlable. Ce sont donc, *a priori* les différences maternelles qui interviennent ici.

TABLEAU 4

Variations relatives du nombre de graines produites par C et S

C_S	C_H	C_M	S_C	S_H	S_M
— 0,42	— 0,17	— 0,38	— 0,07	+ **1,14**	— 0,25

On remarque aisément que les effets déjà signalés se retrouvent dans ce tableau.

b) *Aptitude générale et aptitude spécifique à la compétition.*

Une fois ces précisions apportées, il devient alors permis de parler d'aptitude à la compétition intergénotypique.

T. YAMADA (1960) souligne que : « L'aptitude à la compétition est déterminée par les différences quantitatives qui affectent des caractères contrôlant les processus physiologiques appelés à jouer un rôle dans l'approvisionnement de la plante en eau, éléments nutritifs, lumière... »

Le nombre des caractères étudiés dans notre expérimentation nous porte à penser que c'est du comportement de l'ensemble des facteurs génétiques d'une structure que dépend son aptitude à la compétition intergénotypique.

Dans un milieu donné, l'aptitude à la compétition est générale pour chaque génotype. Les résultats cités montrent clairement la tendance moyenne des génotypes à être désavantagés par exemple. Le tableau 3 montre ainsi que C est désavantagé dans toutes les situations.

L'aptitude à la compétition est aussi spécifique, puisque compte tenu de son signe, l'amplitude de la modification plastique dépend du compétiteur considéré. Ainsi, dans le tableau 3, le génotype M est moins déprimé par la présence de C (— 0,02) que par celle de H (— 0,29).

De nombreuses situations restent cependant difficiles à interpréter. Nous avons mentionné plus haut qu'une fois admise l'hypothèse que les génotypes de Luzerne ont approximativement les mêmes besoins, la loi de similitude des besoins, bien que nécessaire, devient insuffisante et ne peut expliquer certains résultats.

En effet, il semble *a priori* que les individus des génotypes C et S doivent avoir des exigences approximativement identiques à l'intérieur de chaque génotype et moins proches d'un génotype à l'autre. L' expérience montre que contrairement à ce qu'on est en mesure d'attendre, les individus de génotype C ont, en moyenne, une meilleure expression phénotypique en parcelle pure qu'en présence du génotype S.

Il devient donc utile de préciser que le terme « compétition » ne peut que caractériser une situation « d'offres et de demandes » relative à un certain nombre de formules génétiques en présence dans un milieu donné. Le terme « interaction biologique » nous paraît mieux convenir à des résultats tels que ceux que nous venons de décrire. La coopération qui peut exister entre deux concurrents, ainsi H_s (+ 0,67) pour les inflorescences, pourrait s'expliquer par l'existence de rapports spécifiques étroits dus à une interaction biologique particulière, caractéristique des activités des structures génétiques H et S.

CONCLUSION

C'est dans la « Souplesse adaptative » due à la diversité des formules génétiques qui composent un génotype de Luzerne, c'est-à-dire en fait une population autotétraploïde allogame, d'une part, et à l'harmonie qui peut résulter de l'association de deux génotypes, qu'il faut chercher l'explication profonde de ces interactions biologiques. C'est probablement l'harmonie des aptitudes en présence qui conditionne la coopération des concurrents. L'utilisation, pour un progrès agronomique, de semences à base de mélanges de génotypes, suppose alors la connaissance des aptitudes générales et spécifiques de chacun des constituants.

Reçu pour publication en janvier 1967.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. Y. DEMARLY, de nous avoir invité à réaliser cette étude sous sa direction. Nos remerciements vont également à M. P. GUY qui nous a constamment aidé dans ce travail et Mlle Marie-Thérèse CHESNEAUX pour ses précieux conseils.

SUMMARY

COMPETITION BETWEEN GENOTYPES AND ITS EFFECT ON THE QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF LUCERNE

The object of this work was to show the importance of effects due to intergenotype competition. The vegetable material taken as an example was composed of four Lucerne genotypes. An experimental device, fully described, allows the competitors to be distinguished.

Study of the quantitative characteristics, such as the number of leaves in the early stages, height, total number of stems, number of inflorescences, weight of dry matter etc, showed the very important effects of plastic modifications.

One characteristic, the number of inflorescences, is presented in detail and particulary suppression effects between genotypes.

Utilization of the concept of relative plastic modification leads the author to clarify the main biological significance of these findings. The evolutionary aspect and its agronomical implications are considered as well some ideas on general and specific abilities in competition.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHRISTIAN C. S., GREY S. G., 1941. Interplant competition in mixed wheat populations and its relation to single plant selection. *J. Council Sci. Ind. Res.*, **14**, 59-68.

COIT A., SUNESON C. A., 1949. Survival of four barley varieties in a mixture. *Agron. J.*, **41**, 459-461.

DELTHEIL R., HURON R., 1959. *Statistique mathématique*, Armand Colin Paris.

DEMARLY Y., 1957. Biologie et exploitation de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 247-272.

DEMARLY Y., 1961. Les variétés de Luzerne. *Fourrages*, 93-105.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes (Thése ès Sciences). *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (4) 307-400.

DEMARLY Y. P., GUY, M. Th., CHESNEAUX (1964). Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (2), 131-155.

DEMARLY Y., 1964. *Cours de génétique appliquée à l'amélioration des plantes* (non publié).

GUY P., 1964. Compte rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des Luzernes. *Ann. Amélior. des Plantes*, **14** (4), 393-417.

GUY P., 1965. La compétition intra-spécifique chez les plantes fourragères. *Fourrages*, **22**, 12-26.

HARLAN H. V., MARTINI M. L., 1938. The effet of natural sélection in a mixture of barley variéties. *J. agric. Res.*, **57**, 189-191.

KEMPTHORNE O., 1952. *The désign and analysis of expériments.* 4e édition, John Wiley and Sons. New York.

LAMOTTE M., 1963. *Cours de génétique des populations* (non publié).

MATHER K., 1961. Competition and cooperation. *Symp. Soc. exper. Biol.*, **15**, 265-281.

MILNE A., 1961. Definition of competition among animals. *Symp. Soc. exper. Biol.*, **15**, 40-61.

RIVES M., 1960. Sur l'analyse de la variance. I. Emploi des transformations. *Ann. Amélior. Plantes*, **10** (3), 309-331.

SAKAI K. I., 1963. Analysis of the competitional variance in mixed plant populations. *Jap. J. Bot.*, **14**, 163-168.

SAKAI K. I., SUZUKI., 1954. Competition and spacing in one dimension. *Jap. J. Genet.*, **29**, 197-209.

SAKAI K. I., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Sprinng Harbor. Symp. Quant. Biol.*, **20**, 137-157.

SAKAI K. I., 1957. Effect on competition of a varying number of competing and non competing individuals. *J. Genet.*, **55**. 2, 227-234.

SAKAI K. I., 1961. Competitive ability in plants : its inheritance and some related problems. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, **15**, 245-263.

SUNESON C. A., WIEBE G. A. 1952. Survival of barley and wheat varieties in mixtures. *J. amer. Soc. Agron.*, **34**, 1052-1056.

TEISSIER G., 1963. *Cours de génétique quantitative* (non publié).

VALDEYRON G., 1961. *Génétique et Amélioration des Plantes* (J. B. Baillières et Fils, Paris).

VESSEREAU, 1948. *Méthodes statistiques en biologie et en agronomie* (Baillières et Fils, Paris).

YAMADA T. HORIUCHI S., 1960. Of the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to inter-plante ; competition. *8th internation. Grass. Congr.*, 297-301.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (1), 83-91.

ÉTUDE SUR LA POSSIBILITÉ DE COMBINAISON DE QUELQUES CARACTÈRES AGRONOMIQUES CHEZ L'AMANDIER *CRISTOMORTO* HYBRIDÉ PAR TROIS AUTRES VARIÉTÉS.

C. GRASSELLY et H. GALL

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye

SOMMAIRE

L'Amandier est une espèce dont la floraison au printemps se situe avant celle du Pêcher. Cette précocité présente, dans de nombreuses conditions climatiques, l'inconvénient d'exposer la floraison de l'Amandier aux gelées printanières. Pour cette raison, les variétés à floraison tardive sont recherchées. Cependant d'autres caractéristiques sont également souhaitables chez l'Amandier et c'est dans le but de rassembler ces caractéristiques qu'un programme d'hybridations a été entrepris.

L'observation de 112 hybrides provenant de trois combinaisons polliniques permet de penser que les différents caractères considérés sont d'ordre polygénique. Quelques hybrides semblent intéressants du point de vue cultural.

INTRODUCTION

A la suite de l'étude, à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade, d'une collection de 150 variétés ou clones d'Amandier [1], *Prunus amygdalus* (BATSCH), les critères de sélection suivants ont été retenus :

Critères de sélection	Variété présentant la caractéristique à un degré élevé
Intensité et régularité de floraison	*Marcona*
Rapidité de mise à fruits du jeune arbre	*Marcona*
Résistance aux maladies (Tavelure, *Coryneum*, Criblure bactérienne, *Fusicoccum*)	*R. 61*
Tardivité de floraison	*Cristomorto*
P. 100 élevé de fruits à amandons simples	*Aï*
Aspect et qualité du fruit	*Aï*
Facilité de récolte et d'écalage	*Cristomorto*
Vigueur de l'arbre, facilité de formation et de conduite	*Texas*

[1] Cette première collection, plantée en 1957 dans la région de Bordeaux, a été suivie d'une deuxième comprenant 90 variétés. Ces collections ont été doublées dans la région de Nîmes par une collection complète comprenant 240 variétés et plantée en 1962.

Aucune variété ne rassemblant l'ensemble de ces caractéristiques, un travail d'amélioration par hybridation a été entrepris et une première série de croisements a été réalisée en 1961 (1).

Bien que le caractère de tardivité de floraison ne soit pas placé en tête dans la liste ci-dessus, nous avons réalisé cette première série d'hybrides afin de mieux apprécier le niveau d'héritabilité de ce caractère. L'origine de ce travail est l'observation d'une tardivité tout à fait remarquable chez *Cristomorto* par rapport aux autres variétés. *Cristomorto*, originaire de la région de Bari (Italie) et introduite à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade par J. SOUTY, appartient à une population d'amandiers à floraison très tardive, à fort pourcentage d'amandons (2) doubles, à coque dure et à feuille large ; citons dans cette population les variétés *Tuono, Genco, Filippo-Ceo, Rachele. Cristomorto* ayant été choisie comme parent femelle, trois variétés ont été utilisées comme géniteurs mâles :

Aï : variété à coque tendre et à floraison tardive, à amandon simple et de très bel aspect, cultivée dans la région d'Aix-en-Provence.

A la Dame (ou *Sultane*) : vieille variété provençale à coque demi-tendre, à floraison précoce, à amandon simple, à mise à fruits rapide.

R. 61 : variété locale de l'Ardèche, à coque tendre, à floraison assez précoce, présentant 15 p. 100 de fruits doubles : la plus résistante de toutes les variétés aux maladies cryptogamiques dans les régions soumises au climat océanique.

MÉTHODE ET TECHNIQUE

Les pollinisations ont été réalisées sous cage d'isolement en 1960, *Cristomorto* étant autoincompatible, les fécondations ont été réalisées à l'ouverture des fleurs sans castration (des rameaux témoins non pollinisés n'ont donné aucune fructification) ; les jeunes semis obtenus en 1961 ont été replantés à la distance de 5 m × 2 m dans la région de Nîmes.

Au début de ce travail d'amélioration, nous avons préféré réaliser, pour chaque croisement, un nombre d'hybrides assez modeste (30 à 50 hybrides par croisement) afin de pouvoir effectuer le plus grand nombre possible de combinaisons.

L'observation des différents caractères a commencé en 1964, cependant tous les hybrides n'ayant pas fleuri cette année-là nous considérerons seulement les observations de 1965 et 1966.

Nous avons adopté un ensemble de conventions et de notations de 0 à 5 pour chaque caractère étudié, 0 correspondant au caractère agronomique le moins intéressant et 5 correspondant au caractère le plus intéressant.

Tardivité de floraison.

Cette tardivité de floraison peut être liée soit à un « besoin de froid » important des bourgeons pour que leur dormance soit levée, soit à une exigence thermique élevée de ces bourgeons pour que la végétation reprenne après l'hiver, soit enfin à un effet cumulatif de ces deux facteurs.

Ce caractère est recherché en raison de la possibilité qu'il confère à certaines variétés de mieux supporter les gelées printanières. La tardivité de floraison a été recherchée de tout temps et on constate souvent que les variétés locales cultivées sont en général plus tardives que les types subspontanés végétant sous les mêmes climats.

(1) De nouvelles séries effectuées les années suivantes portent à 1 000 environ le nombre d'hybrides actuellement à l'étude.

(2) Dans cette note nous désignons sous le nom d'amande l'embryon ou graine, recouvert de ses enveloppes et la partie lignifiée du péricarpe ou coque.

L'amandon désigne l'embryon ou graine proprement dite, recouvert de ses enveloppes (*Kernel* en anglais).

L'amandon double correspond à deux embryons ayant chacun leurs enveloppes, et contenus dans le même fruit.

TABLEAU I

Notations effectuées sur l'époque de floraison des variétés repères et des géniteurs

Classe	Géniteurs	Variétés repères	Note	Dates de début floraison	
				1965	1966
Très précoce.....		*Cavaliera*	0	20 février	10 février
Précoce.....		*Desmayo*	1	25 février	15 février
Moyenne	*A la Dame R. 61*	*Marcona*	2	9 mars	20 février
Moyenne à tardive		*Texas*	3	13 mars	25 février
Tardive	*Aï*		4	16 mars	28 février
Très tardive	*Cristomorto*		5	20 mars	1er mars

Les notations des hybrides ont été réalisées en utilisant l'échelle ainsi définie.

Densité de la floraison.

Celle-ci est notée également de 0 à 5, 0 correspondant à la plus faible densité de fleurs et 5 à la plus forte. Cette notation est réalisée en une seule fois, chaque année au moment de la floraison.

Pourcentage d'amandons simples.

En France, l'industrie utilise les amandons simples pour la fabrication des dragées et amandes salées. La présence d'amandons doubles à l'intérieur d'un fruit a pour conséquence une forme asymétrique. Ces amandons déformés sont éliminés des catégories de premier choix et leur présence en grand nombre dans certaines variétés représente un défaut important.

Le pourcentage d'amandes doubles diffère selon les variétés. La variété *Cristomorto*, utilisée comme géniteur, a l'inconvénient de donner chaque année un pourcentage voisin de 30 à 40 p. 100 d'amandons doubles. Les pourcentages d'amandons doubles sont en général plus élevés les années de très bonne pollinisation et de très forte production.

Sur les hybrides étudiés, les amandons doubles ont été comptés en 1965 après cassage de 100 fruits pour chaque hybride.

Rendement au cassage.

Le rendement au cassage, exprimé en pourcentage, correspond au poids des amandons par rapport au poids total des amandes sèches.

Ce rendement au cassage peut varier selon les variétés de 15 à 70 p. 100. En général, un rendement au cassage très élevé est recherché chez les variétés utilisées comme fruits de table en sec ou en vert. Pour les variétés d'industrie, des rendements au cassage de 35 à 40 p. 100 sont souvent préférés (Espagne, Italie) car une certaine dureté de la coque protège les fruits des oiseaux et permet un cassage industriel plus facile ; les coques trop tendres entraînant souvent un écrasement de l'amandon.

D'autre part, un rendement au cassage moyen n'est pas incompatible avec un fort rendement d'amandons à l'hectare.

Aux États-Unis cependant, la variété la plus cultivée, *Nonpareil*, donne un rendement au cassage de 65 p. 100.

Chez les hybrides à l'étude, le pourcentage de rendement au cassage a été calculé sur 100 fruits, deux mois après la récolte. Six classes ont été établies :

rendement de 15 à 20 p. 100 correspond à la note 0
rendement de 21 à 25 p. 100 correspond à la note 1
rendement de 26 à 30 p. 100 correspond à la note 2
rendement de 31 à 35 p. 100 correspond à la note 3
rendement de 36 à 40 p. 100 correspond à la note 4
rendement de 41 à 45 p. 100 correspond à la note 5

Forme de l'amandon.

L'aspect commercial de l'amandon a fait l'objet d'une notation chiffrée de 0 à 5, la note 5 correspondant aux amandons les plus attractifs, c'est-à-dire présentant une forme très régulière une pellicule lisse, l'absence de sillon longitudinal et une couleur claire. La forme a été définie par des mensurations effectuées sur 10 amandons de chaque hybride choisis au hasard après élimination des doubles et des aberrants : hauteur, largeur, épaisseur, mesurées au pied à coulisse. Le rapport de ces dimensions est effectué. Le nombre d'amandons mesurés a été limité à 10 en raison des différences de forme importantes existant entre chaque hybride.

Époque de maturité.

Chez l'Amandier, l'époque de maturité ne présente pas, en elle-même, une très grande importance, cependant des différences entre les séries d'hybrides paraissant assez élevées, l'époque de maturité a fait l'objet en 1966 d'une observation chiffrée de 0 à 5, (5 représentant, à la date du 7 septembre, les hybrides au stade de maturité complète et 0 les hybrides les plus tardifs). Le stade de pleine maturité correspond à la déhiscence complète de tous les fruits de l'arbre. Les fruits des hybrides dont la note chiffrée est 0 sont entièrement verts et ne présentent encore aucune fente longitudinale annonçant la déhiscence de la coque verte (partie externe du péricarpe).

RÉSULTATS

Époque de floraison

Les histogrammes des notations de l'époque de floraison des hybrides issus des trois croisements : *Cristomorto* × *A la Dame*, *Cristomorto* × *R. 61* et *Cristomorto* × *Aï*, sont présentés dans la figure 1. Les histogrammes concernant les hybrides des deux premiers croisements (*Cristomorto* × *A la Dame* et *Cristomorto* × *R. 61*) sont comparables. Par contre, la distribution des notes du croisement *Cristomorto* × *Aï* montre une nette tendance à la tardivité.

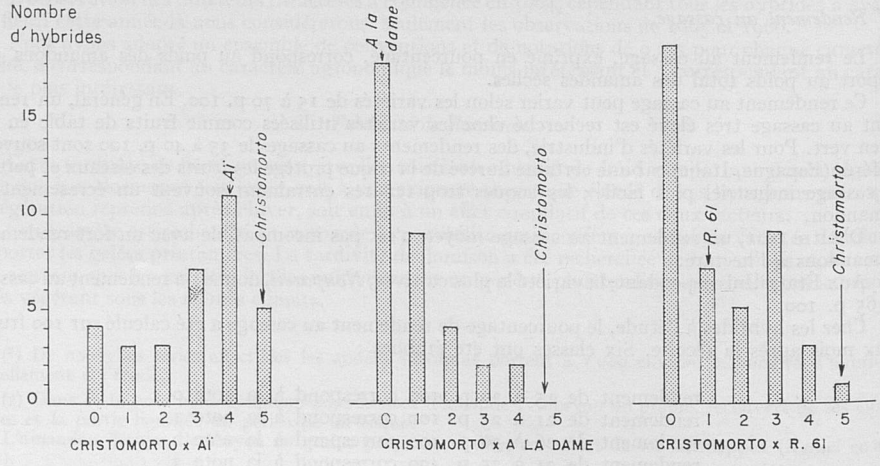


FIG. 1. — *Histogramme des notations d'époque de floraison des hybrides de* Cristomorto
0 = les précoces 5 = les tardifs.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (1), 83-91.

ERRATUM

ÉTUDE SUR LA POSSIBILITÉ DE COMBINAISON DE QUELQUES CARACTÈRES AGRONOMIQUES CHEZ L'AMANDIER *CRISTOMORTO* HYBRIDÉ PAR TROIS AUTRES VARIÉTÉS

C. GRASSELLY et H. GALL

Le tableau 2 (p. 87) se rapporte au paragraphe :
Epoque de floraison (p. 86).

Densité de floraison

Nous n'avons pas trouvé de différence entre les moyennes des notes de floribondité des hybrides des trois croisements. Cela peut s'expliquer par le fait que les géniteurs employés sont tous des variétés à forte densité de floraison. D'autre part, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la densité de floraison et la vigueur des arbres.

TABLEAU 2

Moyenne des notations de floraison des hybrides des trois croisements en 1965 et 1966

Croisements	Nombre d'hybrides	Moyennes 17 mars 1965	Moyennes 25 février 1966
Cristomorto × *A la Dame.*	35	0,88	0,90
Cristomorto × *R. 61*	44	1,38	1,53
Cristomorto × *Aï*.....	33	3,00	3,15

Les moyennes des notes de floraison des hybrides de *Cristomorto* × *Aï* sont significativement supérieures à celles des deux autres séries d'hybrides.

Pourcentage d'amandons doubles

Pour ce caractère, nous obtenons une différence très nette entre les trois croisements. Le tableau suivant donne les notes moyennes et dans la figure 2 l'histogramme montre la distribution obtenue dans chaque croisement.

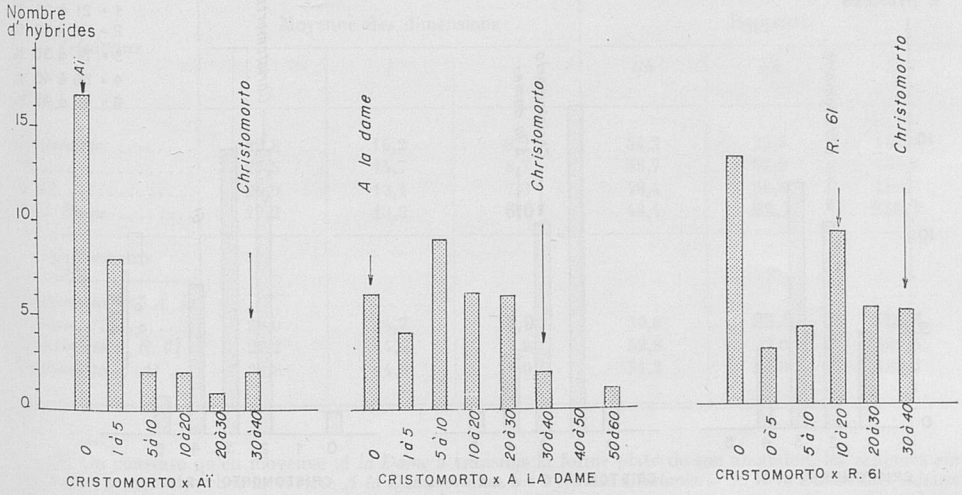


FIG. 2. — *Histogramme montrant la distribution des p. 100 de fruits doubles chez les hybrides de* Cristomorto

On remarque que dans le croisement *Cristomorto* × *R. 61*, le nombre d'hybrides présentant des pourcentages d'amandons doubles supérieurs à 10 p. 100 est assez élevé. D'autre part, on constate que le croisement *Cristomorto* × *Aï* présente dans l'ensemble très peu d'hybrides à amandons doubles, la variété *Aï* transmettant bien, dans ce croisement, la caractéristique de produire des amandons simples. On notera un phénomène de transgression dans l'hybridation *Cristomorto* × *R. 61*.

TABLEAU 3

Pourcentage d'amandons doubles chez les parents et chez leurs hybrides

Variétés	Géniteurs % doubles	Séries d'hybrides			
		Croisements	% d'amandons doubles, moy. générale de notation	% d'hybrides contenant de 0 à 5 % de doubles	Nombre d'hybrides
Cristomorto	36				
Aï	0	*Cristomorto* × *Aï*	5,21	78	32
A la Dame	0	*Cristomorto* × *A la Dame*	14,79	29	34
R. 61	14	*Cristomorto* × *R. 61*	13,46	41	39

Rendement au cassage

Il s'agit du poids de l'amandon par rapport au poids total de l'amande : ici encore, on constatera l'influence du géniteur dans l'histogramme représenté à la figure 3.

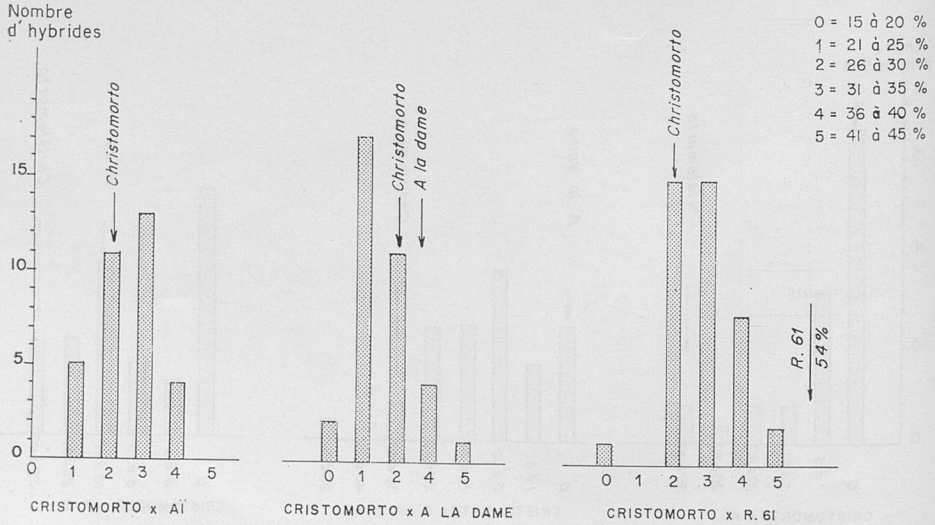


FIG. 3. — *Histogramme montrant la distribution du rendement au cassage chez les hybrides de* Cristomorto

Les moyennes de rendement au cassage des croisements se situent cependant assez près du rendement de *Cristomorto*.

TABLEAU 4

Rendement au cassage des géniteurs et moyenne des rendements de leurs séries d'hybrides

Géniteurs (%)				Rendement moyen des hybrides	
Cristomorto	28	*A la Dame*	30	*Cristomorto* × *A la Dame*	25,97*
Cristomorto	28	*Aï*	45	*Cristomorto* × *Aï*	30,69*
Cristomorto	28	*R. 61*	54	*Cristomorto* × *R. 61*	32,36*

* Significatif à 0,05.

Forme du fruit

Des mensurations ont été effectuées sur 10 amandons normaux et représentatifs de chaque hybride. La hauteur (*h*), la largeur (*l*), l'épaisseur (*e*) ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse. Le tableau suivant montre que certaines combinaisons hybrides ont hérité de la forme des fruits des parents mâles (1).

TABLEAU 5

Dimension des amandons des parents et des séries d'hybrides (en millimètres)

Géniteurs	Moyenne des dimensions			Rapports		
	h	*l*	*e*	*l*/*h*	*e*/*h*	*l*/*e*
Cristomorto	29,8	16,2	8,2	54,2	27,5	160,9
Aï	27,5	14,7	8,7	53,7	31,9	168,2
R. 61	26,9	13,1	7,3	48,4	26,8	180,0
A la Dame	27,2	13,2	**6,0**	48,4	**22,1**	**218,7**
Croisements						
Cristomorto × *A la Dame*.....	29,0	14,7	**6,9**	50,8	**23,8**	**213,4**
Cristomorto × *R. 61* .	27,2	14,4	7,9	52,8	29,0	181,6
Cristomorto × *Aï* ...	28,6	14,6	8,0	51,2	28,0	182,8

(1) On constate qu'en moyenne *A la Dame* a transmis la forme plate de son amandon, les rapports *e*/*h* et *l*/*e* sont semblables chez la variété *A la Dame* et chez les hybrides *Cristomorto* × *A la Dame*. Les valeurs concernant les différents croisements indiquées dans le tableau 5 correspondent aux moyennes des valeurs obtenues pour chaque individu hybride dont le nombre est de l'ordre d'une quarantaine.

Époque de maturité

On constate, dans l'histogramme des notes d'époque de maturité, que les hybrides du croisement *Cristomorto* × *A la Dame* sont nettement très précoces. Ces hybrides présentent une époque de maturité assez voisine de l'époque de maturité de la variété *A la Dame*.

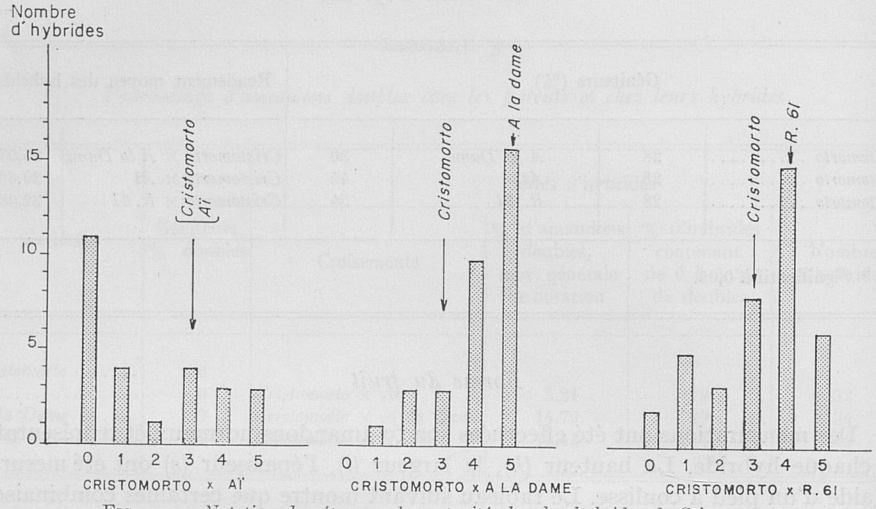


FIG. 4. — *Notation des époques de maturité chez les hybrides de* Cristomorto
0 = aucun fruit mûr 5 = maturité complète (déshiscence)

Les hybrides du croisement *Cristomorto* × *R. 61* sont également assez précoces, par contre, les hybrides du croisement *Cristomorto* × *Aï* sont nettement plus tardifs.

DISCUSSION

Pour l'ensemble des caractères étudiés, on constate une certaine variabilité des hybrides d'un croisement, conséquence normale de l'état d'hétérozygotie des parents. Si nous examinons successivement ces caractères, nous pouvons faire la remarque suivante : la précocité de floraison a tendance à dominer dans les descendances, en particulier dans celles issues de l'hybridation *Cristomorto* × *A la Dame*.

Il est difficile d'émettre des hypothèses concernant les facteurs ayant le plus d'influence sur l'époque de floraison (degré de satisfaction des exigences en froid, ou réactions thermiques après satisfaction de ces exigences), d'abord parce qu'ils ne sont pas mesurables d'une façon précise et rapide et ensuite parce qu'il n'y a certainement pas prédominance d'un facteur sur l'autre mais effet cumulatif. Une variété précoce possède à la fois une dormance moins intense et une vitesse de débourrement plus élevée se réalisant à température plus basse.

En ce qui concerne le rendement au cassage, on observe une distribution normale chez les hybrides *Cristomorto* × *Aï* et *Cristomorto* × *R. 61*. On constate dans le croisement *Cristomorto* × *A la Dame* une certaine tendance à une transgression vers un faible rendement au cassage.

Pour ce qui est de l'absence de fruits à amandons doubles, on observe une dominance de ce caractère dans le croisement *Cristomorto* × *Aï*. Par contre, avec *A la Dame*, variété à amandon simple, on observe des hybrides présentant un pourcentage élevé d'amandons doubles et l'histogramme de ce croisement donne une distribution normale. Chez les hybrides du croisement *Cristomorto* × *R. 61*, on constate une transgression favorable vers le caractère amandon simple.

En résumé, il est possible d'estimer que *Aï* a transmis l'absence d'amandons doubles et *A la Dame* la précocité de floraison ainsi que la forme plate de l'amandon. Pour les autres caractères, l'absence de discontinuité dans la distribution des fréquences et leur étalement laissent supposer que nous sommes en présence de caractères polygéniques.

Au point de vue pomologique, il est intéressant de signaler que l'époque de floraison de nombreux hybrides *Cristomorto* × *Aï* se situe bien après la floraison des variétés classiques les plus tardives : *Aï* en France et *Texas* aux États-Unis.

Il nous paraît important de soulever la question du nombre d'hybrides nécessaires par combinaison. Certains auteurs ont signalé que ces nombres devaient être élevés, parfois dépasser le millier et cela ne va pas sans poser des problèmes d'ordre matériel. Il nous semble intéressant de signaler que les nombres relativement restreints d'hybrides étudiés dans chaque combinaison, variant de 40 à 50, nous ont permis de tirer quelques conclusions sur *les aptitudes des géniteurs considérés*.

Les histogrammes de répartition des hybrides montrent, dans ces séries d'hybrides où le parent femelle est le même, l'influence des différents parents mâles. Nous constatons ainsi la valeur d'un géniteur comme la variété *Aï pour plusieurs caractéristiques agronomiques intéressantes* et le peu d'intérêt de *A la Dame* et *R. 61* pour ces mêmes caractéristiques. Le nombre restreint d'individus de chaque croisement permet ainsi d'effectuer dans un premier stade un choix des géniteurs en réalisant un plus grand nombre de combinaisons variétales. Il sera toujours possible, si nécessaire, d'obtenir dans un second travail un nombre plus important d'hybrides dans la combinaison hybride la plus intéressante.

Enfin, quelques hybrides qui présentent certains caractères agronomiques souhaitables : extrême tardivité de la floraison, rapidité de mise à fruits, grande floribondité et bel aspect du fruit, vont faire l'objet d'une première multiplication pour expérimentation.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

A STUDY OF SOME AGRONOMIC CHARACTERISTICS COMBINING POSSIBILITY IN THE CRISTOMORTO ALMOND VARIETY CROSSED BY THREE OTHER VARIETIES.

The italian Almond variety *Cristomorto*, very late flowering, was crossed by varieties *A la Dame*, *R. 61* et *Aï*. In the seedlings, time and density of bloom, percentage of double kernels, rate of breaking and shape of kernels characters were estimated. This study permit to put in evidence the value of *Aï* variety as genitor which, combinated with *Cristomorto*, give a single kernel character, fine aspect of fruit, and maintain the very late blooming time of *Cristomorto*.

The whole of these observations let suppose that the considered characters have a polygenic determinism.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

KESTER D. E. Inheritance of time of bloom in certain progenies of Almond. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **87**, p. 215-221.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (1), 93-104.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES MODALITÉS D'EXPRESSION DE L'HÉTÉROSIS CHEZ LES AUTOTÉTRAPLOÏDES

E. BERNINGER

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles

SOMMAIRE

La lenteur de la décroissance de l'hétérozygotie est une caractéristique importante des auto-polyploïdes. Alors que la similitude est nette entre l'évolution de l'hétérozygotie et celle de la vigueur hybride, au cours des générations d'autofécondation par exemple, chez les diploïdes, la situation peut être autre chez les autotétraploïdes, en raison notamment des différentes structures hétérozygotes réalisables.

Nous avons cherché à établir :

1. à l'aide de valeurs numériques simples :
— la structure normale en panmixie d'une population en fonction du nombre d'allèles ;
— l'évolution de l'hétérozygotie au cours des générations d'autofécondation de différents génotypes ;
— la « valeur-hétérosis » des génotypes dans différentes hypothèses et l'évolution de cette valeur dans les descendances autofécondées.

2. à l'aide de données expérimentales, les comportements relatifs de génotypes hétérozygotes diploïdes et polyploïdes, puis de génotypes hétérozygotes tétraploïdes.

Dans cette étude, le terme « tétraploïde » concerne uniquement des autotétraploïdes ; nous considérons un seul locus lié au centromère ($\alpha = 0$), les cas de méiose sans formation de tétravalents conduisant au même mode d'hérédité. Nos résultats se généralisent comme valeurs moyennes individuelles dans le cas de caractères conditionnés par plusieurs gènes indépendants à effets minimes et additifs.

I. — STRUCTURE D'UNE POPULATION PANMICTIQUE EN FONCTION DU NOMBRE N D'ALLÈLES

Dans les conditions d'application de la loi de HARDY-WEINBERG, (notamment absence de valeur sélective particulière de certains allèles, ou génotypes, ou de cer-

tains types de gamètes), nous avons, en fonction de N allèles du même gène, supposés tous de même fréquence :

$$(p = q = r = s \ldots \quad \text{et } p+q+r+s \ldots = Np = 1) :$$

chez les diploïdes :

TABLEAU 1

Diploïdes

Nombre d'allèles	2	3	4	5	N
P 100 de génotypes homozygotes (*aa*)..	50	33,3	25	20	$N/N^2 = N^{-1}$
P. 100 de génotypes hétérozygotes (*ab*)..	50	66,6	75	80	$N(N-1)/N^2$
Rapport $\frac{\text{hétérozygotes}}{\text{homozygotes}}$	1	2	3	4	N — 1

chez les tétraploïdes :

TABLEAU 2

Tétraploïdes

Nombre d'allèles→ / Génotypes ↓	2	3	4	6	10	N très grand	N
Nulliplex, quadruplex (*aaaa*) .	12,5	3,7	1,6	0,5	0,1	—	N/N^4
Simplex, triplex (*aaab*)	50	29,6	18,7	9,3	3,6	—	$4N(N-1)/N^4$
Duplex (*aabb*)	37,5	22,2	14,0	6,9	2,7	—	$3N(N-1)/N^4$
Trigéniques (*aabc*)		44,5	56,3	55,5	43,2	env. $6N^{-1}$	$6N(N-1)(N-2)/N^4$
Tétragèniques (*abcd*)			9,4	27,8	50,4	Tend vers 100	$N(N-1)(N-2)(N-3(/N^4$

L'augmentation du nombre des allèles réduit plus brutalement la proportion des homozygotes chez les tétraploïdes. Si les hétérozygotes possèdent un avantage sélectif, (hétérosis), on peut prévoir qu'il y aura tendance à une plus grande diversification des allèles chez les tétraploïdes, provoquée en partie par la meilleure valeur sélective de ces allèles. Dans ces conditions, où la loi simple de panmixie ne s'applique plus, il y a un accroissement des proportions des différents types hétérozygotes selon les modalités de l'hétérosis.

II. — ÉVOLUTION DE L'HÉTÉROZYGOTIE DANS UN SYSTÈME D'AUTOGAMIE FORCÉE

Chez un diploïde, l'hétérozygotie diminue de moitié à chaque génération autofécondée. Chez un tétraploïde, l'évolution est plus lente. Pour définir un « niveau moyen d'hétérozygotie » (DEMARLY, 1963 : p. 360-365), il faut tenir compte des diffé-

rentes formes hétérozygotes réalisées par le tétraploïde. En prenant comme paramètre le rapport du nombre de paires alléliques hétérogènes (ou d'interactions alléliques de premier ordre) au nombre total de paires possibles (6 pour un tétraploïde), nous obtenons la relation suivante entre génotypes :

$$\begin{aligned} aaaa &= 0/6 \\ aaab &= 3/6 \\ aabb &= 4/6 \\ aabc &= 5/6 \\ abcd &= 6/6 \end{aligned}$$

Ces chiffres représentent aussi, pour un locus lié au centromère, la proportion de gamètes hétérogènes produits par chaque génotype.

Chez un diploïde, toute forme hétérozygote *ab* prend la valeur 1.

En utilisant les valeurs 0, 3, 4, 5, 6/6, définies ci-dessus, on constate que la décroissance du niveau moyen d'hétérozygotie est de $\frac{1}{6}$ à chaque génération d'autofécondation, et ceci quel que soit le matériel autofécondé (simplex, duplex, tri et tétragénique, et donc aussi populations comprenant les divers génotypes en proportions quelconques). La valeur caractéristique 5/6 (hétérozygotie résiduelle, valeur λ de FISHER) permet de déterminer le progrès vers l'homozygotie, et de comparer la situation des tétraploïdes à celle des diploïdes à l'aide des valeurs $\mathrm{Log}_e \frac{1}{\lambda} = -\mathrm{Log}_e \lambda$, et $\frac{1}{-\mathrm{Log}_e \lambda} : \frac{1}{-\mathrm{Log}_e \lambda}$ est le « nombre équivalent de générations », ou nombre de générations nécessaire pour obtenir un progrès donné vers l'homozygotie (R. A. FISHER, 1949 ; repris par PARSONS, 1959).

TABLEAU 3

	$2n$	$4n$
λ	1/2 ou 0,500	5/6 ou 0,833
$-\mathrm{Log}_e \lambda$	0,6932	0,1823
$\frac{1}{-\mathrm{Log}_e \lambda}$	1,443	5,485

Si l'on s'intéresse à un locus éloigné du centromère, on démontre que le progrès vers l'homozygotie est plus rapide. Ici intervient le cœfficient α défini par DEMARLY comme « la fraction de méioses pseudo-équationnelles ». Pour $\alpha = \frac{2}{7}$, valeur maximum qui correspond à l'indépendance par rapport au centromère, $\lambda = \frac{5 - \alpha}{6} = 0{,}7857$.

(Nota : α MATHER-DEMARLY $= 2\,\alpha$ FISHER-KEMPTHORNE).

Le rapport des valeurs $\frac{5{,}485}{1{,}443} = 3{,}80$ représente la vitesse relative d'évolution

vers l'homozygotie des deux systèmes. Pour comparaison, ce rapport entre croisements frère × sœur ($2n$) et autofécondation ($2n$) vaut 3,27.

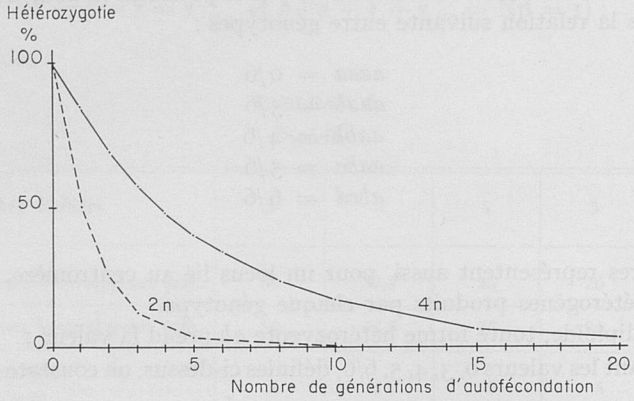


FIG. — *Évolution de l'hétérozygotie chez diploïdes et tétraploïdes en autofécondation*

III. — ÉTUDE THÉORIQUE DE LA VALEUR-HÉTÉROSIS DANS DIFFÉRENTES HYPOTHÈSES

1. *Échelle des valeurs hétérosis dans différentes hypothèses*

Dans de nombreux cas expérimentaux, l'évolution de la vigueur au cours des générations autofécondées ne s'identifie pas à l'évolution de l'hétérozygotie figurée en graphique ; ceci nous amène à formuler une série d'hypothèses sur les valeurs relatives des différents génotypes.

TABLEAU 4

Échelle des valeur-hétérosis dans différentes hypothèses.

Hypothèses → / Génotypes ↓	1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5
abcd	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6
aabc	5	5	3	3	4	4	6	6	6
aabb	4	4	1	1	2	2	6	6	3
abbb	3	3	1	1	2	2	6	6	3
aaab	3	0	1	0	2	0	6	0	3
aaaa	0	0	0	0	0	0	0	0	0

L'hypothèse 1, déjà évoquée, propose une relation directe entre l'hétérosis et le *nombre d'interactions alléliques* de premier ordre (*ab, ac, ad, bc, bd, cd*).

L'hypothèse 1′ est dérivée de 1. On suppose que, par un phénomène de dominance « dosage », le génotype *aaab* n'a pas d'effet hétérosis. De même, les échelles 2′, 3′, 4′, dérivent des échelles 2, 3, 4.

Dans l'hypothèse 2, la *qualité des interactions* compte seule, et non leur nombre.

Dans l'hypothèse 3, il s'agit du *nombre d'enzymes* (ou d'allèles) différents en présence (déduction d'une unité pour l'état homozygote).

L'hypothèse 4 représente un simple phénomène de dominance complète.

L'échelle 5 est une échelle arbitraire.

Toutes les échelles sont exprimées en sixième pour permettre les comparaisons entre elles.

Les hypothèses 1, 2, 3, 5, font appel à la superdominance, à des degrés divers.

Dans les cas de biallélisme, pour la comparaison des G_1 aux duplex ou simplex de départ (G_0), les échelles 2, 3, 4, 5 sont équivalentes entre elles, de même que les échelles 2′, 3′, 4′.

Dans la réalité, les échelles ne doivent pas être considérées comme des cadres rigides. Les mécanismes peuvent très bien différer selon le locus considéré, peut-être selon son rôle dans le métabolisme, et selon les conditions du milieu.

2. *Évolution de l'hétérosis au cours des générations d'autogamie, selon le génotype de départ* G_0 (tabl. 5)

Dans les cas de dosage, l'autofécondation d'un simplex *aaab* peut amener un léger progrès, par apparition d'un quart de duplex. Nous avons alors mis les valeurs relatives entre parenthèses, pour signifier que ces valeurs ne sont pas proportionnelles aux autres valeurs relatives du tableau, mais qu'elles peuvent être comparées entre elles.

Pour suivre l'évolution au-delà de la G_1, nous avons supposé qu'il n'y avait aucune sélection au cours des générations. Cette supposition est justifiée dans le cas d'un grand nombre de loci ségrégeant indépendamment. On peut alors considérer que tous les individus possèdent à peu près même structure globale ; en l'absence d'effets majeurs d'un gène particulier, ils ont donc des valeurs sélectives voisines.

Le tableau 6 indique les valeurs-hétérosis relatives, par rapport à la valeur 1 du génotype de départ.

Si il est établi que les lignées homozygotes [1] ont un rendement moyen égal à x p. 100 de celui des G_0, les coefficients ci-dessus sont à multiplier par $\frac{100 - x}{100}$ pour obtenir l'évolution de la part due à l'hétérosis au cours de générations G_1, G_2, G_3.

Par exemple, si pour un tétragénique $x = 30$ p. 100, la part de l'hétérosis en G_0 est de 70 p. 100 et l'évolution des rendements dans l'hypothèse 1 sera :

$$\text{en } G_1 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}833) = 0{,}88$$
$$\text{en } G_2 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}694) = 0{,}79$$
$$\text{en } G_3 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}579) = 0{,}71$$

et dans l'hypothèse 2 :

$$\text{en } G_1 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}528) = 0{,}67$$
$$\text{en } G_2 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}315) = 0{,}52$$
$$\text{en } G_3 : 0{,}30 + (0{,}70 \times 0{,}204) = 0{,}44$$

[1] En raison de la rareté de telles lignées et de leur comportement fantaisiste, on peut admettre que leur rendement moyen dans les conditions expérimentales courantes est une fiction, et qu'il est souvent très voisin de zéro.

TABLEAU 5

Valeur hétérosis des descendances autofécondées de différents génotypes

Génotype de départ G_0	Disjonction en G_1 (une génération d'autofécondation)		Valeur-hétérosis de la G_1 selon les hypothèseses								
			1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5
abcd	1 *abcd*, 4 *aabc*, 1 *aabb*	(1)	0,833	0,833	0,528	0,528	0,666	0,666	1,000	1,000	0,917
		(2)	0,833	0,833	0,528	0,528	0,666	0,666	1,000	1,000	0,917
aabc	18 *aabc*, 9 *aabb*, 8 *aaab*, 1 *aaaa*	(1)	0,694	0,584	0,329	0,292	0,491	0,417	0,972	0,750	0,736
		(2)	0,833	0,700	0,658	0,584	0,736	0,625	0,972	0,750	0,736
aabb	9 *aabb*, 8 *aaab*, 1 *aaaa*	(1)	0,555	0,444	0,157	0,120	0,315	0,240	0,944	0,722	0,472
	ou 9 *aabb*, 4 *aaab*, 4 *abbb*, 1 *aaaa*	(2)	0,833	0,666	0,944	0,722	0,944	0,722	0,944	0,722	0,944
aaab	1 *aabb*. 2 *aaab*, 1 *aaaa*	(1)	0,417	0,166	0,125	0,042	0,250	0,083	0,750	0,250	0,375
		(2)	0,833	(1,166)	0,750	(1,042)	0,750	(1,083)	0,750	(1,250)	0,750
abbb	1 *aabb*, 2 *abbb*, 1 *bbbb*	(1)	*id.*	0,417	*id.*	0,125	*id.*	0,250	*id.*	0,750	*id.*
		(2)		0,833		0,750		0,750		0,750	

(1) : valeur exprimée par rapport à la valeur 1 de l'hétérosis du tétragénique.
(2) : valeur relative, par rapport à la valeur 1 de l'hétérosis du génotype G_0.

TABLEAU 6

Valeur hétérosis en G_1, G_2, G_3, par rapport à la valeur 1 du Génotype de départ

G_0		*abcd* (valeur 1)			*aabc* (valeur 1)			*aabb* (valeur 1)		*aaab* (valeur 1)		*abbb* (valeur 1)	
Génération		G_1	G_2	G_3	G_1	G_2	G_3	G_1	G_2	G_1	G_2	G_1	G_2
Hyp.	1	0,833	0,694	0,579	0,833	0,694	0,579	0,833	0,694	0,833	0,694	0,833	0,694
	1′	833	639	495	700	528	421	666	528	(1,166)	(1,194)	833	639
Hyp.	2	528	333	232	658	463	344	944	806	750	611	750	611
	2′	528	315	204	584	370	256	722	583	(1,042)	(1,051)	750	555
Hyp.	3	666	491	380	736	569	453	944	806	750	611	750	611
	3′	666	454	324	625	430	322	722	583	(1,083)	(1,102)	750	555
Hyp.	4	1,000	972	889	972	889	782	944	806	750	611	750	611
	4′	1,000	861	722	750	611	519	722	583	(1,250)	(1,305)	750	555
Hyp.	5	917	722	567	736	569	453	944	806	750	611	750	611

En dehors des hypothèses 1 et 4, la chute est généralement brutale, représentant plus ou moins bien le phénomène observé dans la pratique.

3. *Évolution d'une population théorique*

Considérons maintenant une population panmictique dont les différents composants se répartiraient ainsi :

Simplex 1, duplex 1, trigéniques 5, tétragéniques 3,

ce qui correspond approximativement à des loci occupés par 6 allèles également probables (voir tabl. 2). Ce nombre d'allèles est peut-être excessif, mais la structure proposée tient compte du glissement vers des fréquences élevées de tri et de tétragéniques du fait de l'hétérosis, et elle représente une situation plus proche de la réalité que les ensembles entièrement tétragéniques, trigéniques etc.

TABLEAU 7

Valeur-hétérosis d'une population de structure en $G_0 = 0{,}5$ aaab, *0,5* abbb, *1* aabb, *5* aabc, *3* abcd

Hypothèse	1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5
G_0	0,833	0,808	0,583	0,575	0,700	0,683	1,000	0,950	0,900
G_1	0,694	0,615	0,351	0,325	0,502	0,449	0,955	0,797	0,728
G_1/G_0	0,833	0,76	0,60	0,57	0,72	0,66	0,95	0,84	0,81

On a calculé la valeur-hétérosis moyenne de cette population par rapport à la valeur 1 d'un tétragénique, puis sa valeur après une génération d'autofécondation et enfin le rapport des valeurs G_1/G_0 qui représente la baisse d'hétérosis occasionnée par une autofécondation.

La valeur G_0 est intéressante à considérer : si elle est éloignée de 1, on peut espérer un gain de vigueur important en croisant deux populations de même structure mais d'origines éloignées, porteuses d'allèles différents. Dans la pratique, un gain a été souvent signalé, mais il est rare qu'il soit capital.

IV. — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. *Comparaison de génotypes diploïdes et polyploïdes*

Des expériences qui compareraient un même organisme sous les formes $2n$, $4n$, avec différents niveaux d'hétérozygotie, sont souhaitables, mais elles seront toujours critiquables en raison de la tolérance variable des organismes à la polyploïdie.

Dans l'étude comparative du développement du « germe », dont la majeure partie forme le scutellum, et de l'albumen d'une série d'hybrides simples entre lignées pures de maïs, j'ai pu observer les comportements relatifs de deux éléments, l'un diploïde, l'autre triploïde, sur le même matériel végétal.

Le péricarpe, tissu maternel, n'est pas modifié par les hybridations. Les germes hybrides ont des génotypes symbolisés par *ab*, et les albumens sont de formules *aab* ou *abb*.

a) L'hétérosis est proportionnellement moins marqué chez *aab* et *abb* que chez *ab* ; ce résultat paraît essentiel : dans le tissu triploïde, la présence de deux allèles identiques entraînerait une certaine inertie, et l'hétérosis maximum, de valeur 1, ne serait réalisable que dans des formules trigéniques *abc*. Accessoirement, le rapport des accroissements $\frac{\text{germe}}{\text{albumen}}$ est curieusement voisine de la valeur $\frac{3}{2}$, qui est aussi le rapport des proportions de « paires hétérozygotes » ou d'interactions alléliques entre *ab* (1/1) et *abb*, *aab* (2/3). En généralisant la relation expérimentale $\frac{ab}{aab} = \frac{3}{2}$, nous obtenons l'échelle de l'hypothèse n° 1 :

	$2n$	$3n$	$4n$
Valeur-hétérosis de	$ab = 1/1$	$aab = 2/3$	$aaab = 3/6$
		$abc = 3/3$	$aabb = 4/6$
			$aabc = 5/6$
			$abcd = 6/6$

b) On doit cependant formuler de nombreuses réserves quant à l'interprétation de cette comparaison entre germe et albumen. En premier lieu, il y a peut-être compétition entre les deux structures, et leurs croissances ne sont pas indépendantes.

On ne peut donc pas affirmer que l'hétérosis ait la même importance chez les diploïdes, les triploïdes, les tétraploïdes, ni que les valeurs de *abcd*, *abc*, *ab*, soient toujours comparables.

TABLEAU 8

Étude des grains hybrides dans des croisements diallèles (incluant les croisements réciproques) entre 7 lignées de maïs cornés précoces : F_2, F_7, FV_8, F_{22}, CH 10, AK 8, EP_1
Comparaisons avec les autofécondations des lignées dans les mêmes conditions
Versailles 1960

Caractéristiques	Moyenne des 7 lignées	Moyenne des 42 hybr. simples	Rapport hybr./lignées	Observations
Poids de 100 grains secs	24,26 gr	27,58	113,7	
Poids des péricarpes	1,70	1,70	100	estimé par dissection de quelques lots
Poids des « germes » ($2n$)	2,82	3,40	120,6	rapport des accroissements germe/albumen = $\frac{120,6 - 100}{113,9 - 100} = 1,48$
Poids des albumens ($3n$)	19,74	22,48	113,9	

2. *Évolution de génotypes tétraploïdes*

Les données expérimentales concernant des matériels à niveaux différents d'hétérozygotie (populations ou hybrides F_1, 1re, 2e, 3e génération d'autofécondation) sont peu abondantes.

Les caractères mesurés, dont la variation est supposée en relation étroite avec la variation de l'hétérosis, doivent être aussi complexes et représentatifs que possible ; le rendement en matière sèche semble répondre à ces conditions.

Qu'il s'agisse de diploïdes ou de tétraploïdes, on peut émettre une réserve très générale sur ce genre d'essais : il y a sélection, surtout à partir des 2e et 3e générations, et élimination des génotypes les moins viables ; selon les conditions plus ou moins favorables du milieu, les génotypes plus homozygotes marquent faiblement ou très nettement leur infériorité par rapport au matériel hétérozygote de départ. La fixation de gènes majeurs favorables ou défavorables peut aussi modifier les résultats. La discordance qui apparaît entre les résultats de différents auteurs n'a donc rien d'étonnant.

Luzerne, Medicago sativa *L.*

TABLEAU 9

Rendements en fourrage en pour 100 *de témoins non autofécondés*

Référence des essais	G_0	G_1	G_2	G_3	G_n
Kirk, 1927 (1)	100	81	72	53	
Tysdal et *al.*, 1938-39 (1) ..	100	68	48		
Wilsie et *al.* (2)	100	69	54	46	26-28 en G_7-G_8
Torsell, 1948 (1)	100	80-90	60-70	50-60	
Lusignan (3)	100	91	77	70	

(1) Myers et Rudorf, 1959.
(2) Busbice et Wilsie, 1966.
(3) Demarly et Guy, 1966.

Poireau, Allium porrum *L.*

Rendement en vert, en p. 100 des populations de départ (I. N. R. A. Versailles, 1965-1966) :

Moyenne de 21 G_1 = 64,2 p. 100, extrêmes 36 et 98 p. 100.
Ensemble de la collection (400 G_1), extrêmes 10 et 100 p. 100.

Dactyle, Dactylis glomerata *L.*

Selon les résultats de J. Rebischung à Versailles, les effets de l'inbreeding sont assez modérés, et des différences de production très sensibles qui seraient dues à la disjonction de gènes majeurs, apparaissent entre lignées sœurs même à un stade avancé de consanguinité (G_3, G_4). D'autres auteurs notent qu'il n'y a pas de dépression nette.

Pomme de terre, Solanum tuberosum *L.* (autotétraploïde segmentaire plutôt autogame).

Les résultats cités par Rudorf (1958) montrent une décroissance modérée et régulière de la G_0 à la G_4.

V. — DISCUSSION

La luzerne, dans certains des essais cités, et le poireau, qui sont cytologiquement et génétiquement des autotétraploïdes typiques, se signalent donc par une chute brutale de vigueur dès la première génération d'autofécondation, chute qu'il est difficile de concilier avec les résultats des hypothèses 1, 4 et 5.

Pour être acceptable, une hypothèse sur l'échelle des valeurs doit rendre compte au mieux des différents phénomènes observés : décroissance très sensible de l'hétérosis, surtout en G_1, et gain modéré de vigueur lors du croisement de deux populations. Dans l'ensemble, les hypothèses 2 et 2', 3 et 3' paraissent plus plausibles.

Hypothèses de dosage. — Le phénomène de dosage entraine une baisse de vigueur un peu plus rapide que dans les hypothèses simples. On connait des cas de dominance avec dosage pour l'effet phénotypique des gènes (J. REBISCHUNG, 1956), mais dans de nombreux cas, la dominance est bien marquée. En réalité, le comportement devrait plutôt être intermédiaire entre ceux des cas 1 et 1', 2 et 2', etc.

Hypothèses 2 et 2'. — Dans les deux cas, la dépression est presque aussi nette que celle qu'on peut observer chez certains diploïdes (maïs), mais la valeur G_0 (tabl. 7) est très inférieure à celle d'un ensemble totalement tétragénique. Il y aurait lieu d'admettre une restriction supplémentaire : chaque population tend vers un niveau optimum d'hétérosis, et il n'y a pas proportionnalité directe entre l'hétérozygotie supplémentaire, résultant de croisements entre populations éloignées, et la vigueur des plantes hybrides.

Dans leur étude récente, Th. H. BUSBICE et C. P. WILSIE (1966) n'envisagent que l'échelle de l'hypothèse 2.

Hypothèses 3 et 3'. — Ces hypothèses sur le rôle du nombre d'enzymes en présence nous paraissent séduisantes en raison de leur vraisemblance physiologique. Là encore, on peut supposer qu'il y a dosage pour une fraction des loci.

En conclusion, plusieurs hypothèses sur la nature des relations entre allèles permettent d'expliquer l'évolution de la vigueur observée au cours des premières générations d'autofécondation d'un végétal autotétraploïde. Elles font appel à la superdominance, au grand nombre d'allèles différents présents à chaque locus, à des structures à prédominance tri- et tétragéniques.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE FORMS OF EXPRESSION OF HETEROSIS IN AUTOTETRAPLOIDS

The slow decrease in heterozygosis in the course of generations of consanguinity is a notable feature of autopolyploids. This slowness contrasts with the sometimes striking decrease in vigour observed in certain autotetraploid species (lucerne, leek) after self-fertilization.

This development can be explained by several hypothesis on the nature of the relationships between alleles, by allowing for super-dominance and for a significant number of alleles being present at each locus. In the cases of lucerne and leek, the scales of the heterosis values, which agree well with the experimental results, are those of hypotheses numbers 2 and 3 in table 4.

In hypothesis number 2, the heterosis value is directly proportional to the number of different allelic interactions of the first order (*ab, ac, ad, bc, bd, cd*) given for the heterozygote.

In hypothesis number 3, the heterosis value is proportional to the number of supplementary alleles gathered at the same locus.

It is suggested that the heterosis values of the genotypes can vary according to the different loci and to the rigorousness of the ambient conditions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUSBICE Th. H., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica,* **15** (1).

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des Plantes. *Ann. Amélior. Plantes,* **13** (4).

DEMARLY Y., GUY P. Communications personnelles.

FISHER R. A., 1949. *The theory of inbreeding,* Oliver and Boyd, Edimburgh, 120 p.

GUY P. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des générations de multiplication. Conférence faite au XIe Congrès de la Société Italienne de génétique agricole, 6-8 juin 1966.

MYERS W. M., RUDORF W., 1959. *Handbuch der Pflanzenzüchtung,* **4**, p. 186.

PARSONS P. A., 1959. Some problems in inbreeding and random mating in tetrasomics. *Agron. J.*, p. 465-467.

REBISCHUNG J., 1956. Hérédité de 3 caractères chez le Dactyle, *D. glomerata* L. *Ann. Amélior. Plantes,* **3**, p. 281.

REBISCHUNG J. Communication personnelle.

RUDORF W., BAERECKE M. L., 1958. *Handbuch der Pflanzenzüchtung,* **3**, p. 140.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (1), 105-111.

MISE AU POINT

SUR LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DU SEXE DANS LE GENRE *VITIS*.

J.-P. DOAZAN et M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye

SOMMAIRE

Cette mise au point tend à attirer l'attention sur le déterminisme génétique du sexe chez la Vigne. Ce sujet est resté à l'écart, nous semble-t-il, des préoccupations de beaucoup ; certes l'amélioration variétale de *Vitis vinifera*, en majorité hermaphrodite, ne s'encombre guère de la faible fraction de formes femelles résultant de certains croisements. Il n'en est pas de même pour les autres espèces de *Vitis*.

L'analyse des résultats fournis par la bibliographie et la confrontation des travaux d'OBERLE et de LEVADOUX nous amènent, après quelques considérations nécessaires sur l'origine des formes hermaphrodites, à adopter le schéma explicatif de ce dernier, bien qu'il ne rende pas compte absolument de toutes les disjonctions.

Deux articles récents viennent de ranimer l'intérêt de l'étude du déterminisme du sexe chez la vigne : NEGI et OLMO (1966) ont montré qu'un traitement par une kinétine (la 6-(benzylamino)-9-(2.tétrahydropyranyl)-9H-purine) des inflorescences d'une vigne à fleurs mâles pouvait faire évoluer le type floral vers le type hermaphrodite, jusqu'à obtenir des baies et des graines susceptibles de germer ; BARRETT (1966) publie une disjonction observée dans la descendance d'une vigne de *V. riparia* cultivar « Deam », normalement mâle sur laquelle, ayant trouvé des inflorescences portant des fleurs hermaphrodites, il avait pratiqué une autofécondation et obtenu des graines. Le premier de ces articles ouvre une voie nouvelle à l'étude du déterminisme du sexe chez la vigne, à la fois en montrant un des moyens d'approcher l'analyse de son déterminisme physiologique, et en permettant d'obtenir de manière systématique des descendances de clones mâles utilisés comme femelles comme celle qui fait l'objet du second travail, ce qui permettrait de lever ainsi une des inconnues du déterminisme génétique.

En consultant les auteurs, nous nous sommes aperçus que le travail d'OBERLE (1938), auquel se réfère BARRETT pour tenter d'expliquer sa disjonction, n'a apparemment pas été connu de LEVADOUX, au moment où celui-ci préparait une synthèse des connaissances dans le domaine du déterminisme du sexe chez la vigne (LEVADOUX, 1946).

Nous avons pensé utile, dans la présente mise au point, de rappeler les principaux faits, et de confronter les hypothèses explicatives d'OBERLE et de LEVADOUX, ce qui n'a jamais été fait.

La vigne est, à l'état sauvage, une plante dioïque.

La plupart des auteurs admettent qu'on trouve en quantité égale des plantes à fleurs mâles et des plantes à fleurs femelles. Ceci est vrai pour les espèces américaines du genre *Vitis* y compris le sous-genre des *Muscadiniae*, pour les vignes asiatiques (*V. Amurensis* cf. NEGRUL, 1937) et pour les formes sauvages du *Vitis vinifera*. Le fait, que la presque totalité des cultivars (à l'exception bien entendu des porte-greffes chez lesquels ce n'est qu'exceptionnel) ont des fleurs hermaphrodites, est attribué à la sélection par les viticulteurs de ces types qui donnent des récoltes régulières, sans nécessiter la culture intercalaire de pollinisateurs ou même la pollinisation artificielle. L'existence de types à fleurs hermaphrodites semble donc liée à la culture : l'historique de leur généralisation dans les formes cultivées de *Vitis rotundifolia* depuis 1911 est connu, et on peut imaginer, par analogie avec celle-ci, que l'apparition fortuite de types hermaphrodites a été suivie, au cours de l'évolution des vignes en culture, de leur sélection, consciente ou non.

La présence de types hermaphrodites du *Vitis vinifera* à l'état sauvage est attestée par plusieurs auteurs : G. SCHEU (*in* BREIDER et SCHEU, 1937), BARANOV (1927), NEGRUL (1937). Un seul (ZSCHOKKE *in* BREIDER et SCHEU, 1937) n'a trouvé que des mâles et des femelles ; BREIDER et SCHEU ne donnent pas la référence de son travail, ni la région où il aurait travaillé. Dans tous les autres cas, cependant, il s'agit de régions où la vigne est cultivée depuis longtemps et l'on ne doit pas se dissimuler les possibilités d'introgression à partir des formes hermaphrodites de la culture, qui ont été explicitement invoquées par NEGRUL, et que BREIDER et SCHEU écartent sans justification.

Vitis rotundifolia nous fournit un modèle d'interprétation : c'est à partir de deux plantes hermaphrodites trouvées dans la nature, l'une par REIMER (1910), l'autre par DEARING (cf. LOOMIS, 1957) que les cultivars de ce type ont été créés dans cette espèce.

La fleur de la vigne, dont l'étude morphologique et fonctionnelle par LEVADOUX (1946) restera classique, est constituée fondamentalement comme une fleur hermaphrodite. C'est la régression du pistil ou celle des étamines qui conduisent à la différenciation des types masculinisés ou féminisés décrits par cet auteur. Son analyse de l'influence des facteurs du milieu interne ou externe, de même que la récente expérience de NEGI et OLMO (1966) montrent bien l'instabilité de cette différenciation. Les très nombreuses observations de fructifications sur des vignes mâles, en particulier celles citées par LEVADOUX, et y compris celle de BARRETT, en sont le témoin. A l'inverse, il semble plus que probable, comme le pense LEVADOUX, que le pollen du type femelle n'est jamais fonctionnel. On doit toutefois noter que, si la fructification de vignes mâles est facile à déceler et constitue à elle seule une preuve d'une modification accidentelle de leur fonctionnement, la preuve d'une telle modification chez les vignes à fleurs femelles ne peut être tirée d'une observation de même nature ; elle doit provenir d'une expérimentation organisée, qui ne sera jamais à l'abri d'un doute sur la possibilité d'une contamination accidentelle, que ce soit dans des expériences d'ensachage de grappes, ou de germination du pollen.

Parmi les causes de la féminisation des fleurs mâles, LEVADOUX (1946) cite la grande vigueur des sarments obtenus après le recépage des souches. NEGI et OLMO (1966) ont obtenu cette féminisation par l'action d'une kinétine synthétique, administrée, par trempage des inflorescences trois semaines avant la floraison, à une variété qui avait manifesté antérieurement une tendance naturelle à la féminisation. Il est intéressant de relier ces observations à l'hypothèse avancée par WOODHAM et ALEXANDER (1966) pour expliquer l'influence de la température des racines sur la vigueur de croissance des pousses par un niveau plus élevé de kinétines naturelles en provenance des racines, quand celles-ci sont maintenues à une température similaire à celle des parties aériennes, et à l'observation de NITSCH et NITSCH (1965) qui ont mis en évidence une activité de cette nature dans la sève de vigne.

On peut donc penser que la diœcie chez le genre *Vitis* est un caractère d'acquisition relativement récente, bien que contemporaine du « tronc commun » préglaciaire de ce genre (RIVES, 1962), qui a été favorisé par la sélection naturelle parce qu'elle permet le maintien d'un haut niveau d'hétérozygotie. On sait en effet que les phénomènes d'*hétérosis* et d'*inbreeding*, liés à l'allogamie, sont marqués chez la vigne. La dioëcie assure l'allogamie, donc un niveau de recombinaison susceptible de permettre l'adaptation des populations aux variations du milieu. Elle revêt en ce sens une valeur particulière chez les espèces dont les individus ont une vie prolongée et où peu d'individus atteignent le stade reproductif (STEBBINS, 1950). Cette importance est d'autant plus grande chez le genre *Vitis* que l'on sait l'intensité de la diversification qu'a subi ce genre depuis la fin du tertiaire (de LATTIN, 1939). On peut expliquer la présence d'hermaphrodites dans la nature par des mutations réverses du système génétique de déterminisme du sexe. Dans le milieu naturel et en l'absence d'un taux de mutation élevé, ils ont peu de chances de se perpétuer, car la fleur hermaphrodite semble fonctionner convenablement en autogamie, et doit donc donner une forte proportion de descendants issus d'autofécondation, qui ont une faible probabilité de survie. Un tel taux de mutation peut être remplacé par un taux d'introgression au voisinage des populations cultivées ; dans ces dernières le caractère hermaphrodite a été favorisé, en même temps qu'une sélection était opérée pour la vigueur des individus qui est nécessaire à leur bon comportement en culture ; la liaison ainsi obtenue entre vigueur et hermaphroditisme expliquerait leur survivance à l'état semi-subspontané.

Le tableau 1 rassemble les types de disjonctions courants, qui ont été observés à la suite des divers croisements possibles.

Il s'agit uniquement de disjonctions observées à de nombreuses reprises par différents auteurs, et qu'on peut considérer comme bien établies.

TABLEAU I

	♂	♂/♀	♀
♀ × ♂	1	—	1
♀ × ♂	1	1	—
♀ × ♂/♀	—	1	1
♀ × ♂/♀	—	1	—
♂/♀ × ♂	1	1	—
♂/♀ × ♂	2	1	1
♂/♀ × ♂/♀	—	3	1
♂/♀ × ♂/♀	—	1	—

En partant de ces données, OBERLE (1938) et LEVADOUX (1946) ont proposé indépendamment deux schémas différents. Pour OBERLE, on a affaire à un déterminisme bifactoriel, mais avec deux gènes étroitement liés :

*S*p détermine le développement normal du pollen ;
sp inhibe ce développement et est récessif par rapport à *S*p;
*S*o inhibe le développement normal de l'ovule;
so détermine le développement normal de l'ovule et est récessif par rapport à *S*o.

Les gamètes possibles sont donc au nombre de quatre :

*S*p *S*o, *S*p *so*, *sp S*o, *sp so*

OBERLE explique les trois types floraux par les génotypes hypothétiques suivants :

*S*o *so* *S*p *sp* : mâle
so *so* *sp* *sp* : femelle
so *so* *S*p *sp* : hermaphrodite

Mais il est évident que les quatre types de gamètes doivent pouvoir donner les dix génotypes qui sont énumérés dans le tableau 2 .

En fait, il n'y en a que neuf différents, le dihétérozygote apparaissant deux fois, sur la diagonale, si on ne tient pas compte des relations de linkage entre les deux facteurs.

Dans la discussion d'OBERLE trois de ces génotypes sont en fait escamotés. Le premier *S*o *so* *sp* *sp* apparaît dans le schéma de la descendance du croisement ♀ *so so sp sp* × ♂ *S*o *so* *S*p *sp*, quand on suppose que les facteurs se disjoignent indépendamment : OBERLE remarque que, d'après ses hypothèses sur les gènes, il n'aurait ni pollen ni ovules fonctionnels, ce qui n'a jamais été observé. Ce même croisement devrait d'ailleurs donner en plus, en proportions égales, des femelles, des mâles et des hermaphrodites, ce qui n'est jamais observé non plus comme le montre le tableau 1. C'est pour tenter de tourner ces objections qu'OBERLE suppose qu'il existe un

linkage étroit entre les deux facteurs. Mais ce linkage, si étroit soit-il, ne devrait pas exclure les génotypes *sp sp So so*, *Sp sp So So*, *sp sp So So*, dont l'existence doit être postulée d'après le tableau 2, si on admet le schéma d'OBERLE. Remarquons seulement qu'ils sont tous les trois obtenus en appariant le gamète *sp So* avec lui-même ou avec deux des trois autres gamètes possibles. Comme nous l'avons déjà vu, le troisième gamète, *Sp so*, donnerait un dihétérozygote en « répulsion » théoriquement identique au dihétérozygote en « couplage » obtenu avec *Sp So* et *sp so*.

TABLEAU 2

	Sp So	*Sp so*	*sp So*	*sp so*
Sp So	*Sp Sp So So* ♂ ?	*Sp Sp So so* ♂	*Sp sp So So*	*Sp sp So so* ♂
Sp so		*Sp Sp so so* ↗ ♀	*Sp sp So so* ↗ ♂	*Sp sp so so* ↗ ♀
sp So			*sp sp So So*	*sp sp So so*
sp so				*sp sp so so* ♀

Le schéma de LEVADOUX (1946) est nettement plus simple. Il revient en fait à supposer l'existence d'une série de trois allèles F, H, M, dont les relations de dominance sont les suivantes :

$$M > H > F$$

Les génotypes possibles sont donnés par le tableau 3 :

TABLEAU 3

	M	H	F
M	M M ♂ ?	M H ♂	M F ♂
H		H H ↗ ♀	H F ↗ ♀
F			F F ♀

Les six génotypes permettent d'envisager les types de croisements dont les disjonctions sont indiquées par le tableau 4.

En examinant ce tableau 4, on s'aperçoit que sa partie encadrée au bas à droite rend compte de tous les types de disjonction du tableau 1. Il permet de prévoir le résultat de croisements éventuels entre mâles et le comportement du génotype MM, dont LEVADOUX a supposé l'existence dans les produits de l'autofécondation des mâles féminisés.

TABLEAU 4

Croisements possibles

	M M (♂)	M H ♂	M F ♂	H H ♀	H F ♀	F F ♀
M M (♂)	M M ♂	1 MM : 1 MH ♂	1 MM : 1 MF ♂	M H ♂	1 MH : 1 MF ♂	M F ♂
M H ♂		1 MM : 2 MH : 1 HH ♂ ♂ (3) ♀ (1)	1 MM : 1 MH : 1 MF : 1 HF (♂) ♂ (3) ♂ ♀ (1)	1 MH : 1 HH ♂ (1) ♀ (1)	1 MH : 1 MF : 1 HH : 1 HF ♂ ♂ (1) ♀ ♀ (1)	1 MF : 1 HF ♂ ♀
M F ♂			1 MM : 2 MF : 1 FF ♂ ♂ (3) ♀ (1)	1 MH : 1 HF ♂ ♀	1 MH : 1 MF : 1 HF : 1 FF ♂ ♂ (2) ♀ (1) ♀ (1)	1 MF : 1 FF ♂ ♀
H H ♀				H H ♀	1 HH : 1 HF ♀	H F ♀
H F ♀					1 HH : 2 HF : 1 FF ♀ ♀ (3) ♀ (1)	1 HF : 1 FF ♀ ♀
F F ♀						—

Si on essaie maintenant de comparer les deux schémas, on s'aperçoit de la correspondance suivante entre les gamètes :

$$Sp\ So = M$$
$$Sp\ so = H$$
$$sp\ So = ?$$
$$sp\ so = F$$

C'est précisément le gamète qui était escamoté dans l'analyse d'OBERLE qui est le seul à n'avoir pas de correspondant dans le schéma de LEVADOUX. Chez OBERLE, le caractère bifactoriel est immédiatement annihilé par l'hypothèse d'un linkage tellement strict qu'il n'est pratiquement plus fait mention par la suite des possibilités de recombinaison qui se présentent, au point que OBERLE en oublie les trois génotypes possibles dont nous avons parlé, faute de pouvoir les faire cadrer avec les faits.

La seule utilité d'un schéma permettant des recombinaisons rares serait de rendre possible l'explication de l'apparition de types inattendus dans certaines descendances : femelles dans la descendance d'hermaphrodites homozygotes, mâles à la suite du croisement (femelle) × (hermaphrodite hétérozygote), ou (hermaphrodite hétérozygote) × (hermaphrodite hétérozygote). Mais l'hypothèse d'OBERLE ne fournit aucun moyen de les expliquer.

Son schéma revient donc très exactement à une série allélique à trois allèles, comme le postule LEVADOUX.

Ce schéma rend compte de la plupart des disjonctions observées. L'étude des croisements mâle × mâle (et éventuellement femelle × femelle, si on parvenait à les masculiniser artificiellement) devrait permettre d'en éprouver la validité.

Nous avons cependant déjà signalé que certaines disjonctions comportent des types inattendus, en général en très faible nombre. De telles disjonctions se retrouvent aussi bien chez OBERLE que chez BREIDER et SCHEU. Avant de chercher des explications génétiques, on ne doit pas cependant oublier la difficulté de notation du sexe et les erreurs matérielles pures et simples.

Dans d'autres cas les disjonctions obtenues avec certains géniteurs ne sont pas en accord avec les proportions théoriques.

C'est le cas notamment de la *Madeleine Royale* et de la *Madeleine Céline*, citées par BREIDER et SCHEU : un déficit en femelles rend la disjonction significativement différente de ce qui est attendu. On doit malheureusement considérer les affirmations de ces auteurs avec prudence car leur article n'est pas exempt de contradictions graves (le *Rheinriesling* y est donné comme hermaphrodite hétérozygote p. 653 puis comme homozygote p. 659) et d'erreurs (les totaux du tableau 22 relatif à la *Madeleine Céline*, outre qu'ils sont faux, englobent des résultats de croisements de types différents).

Cependant BOUBALS (communication personnelle) nous signale qu'il a obtenu des résultats analogues dans une descendance d'autofécondation de la *Madeleine Céline* : 172 hermaphrodites, 12 femelles.

D'autre part, il est d'observation générale que chez les semis de vigne les individus mâles fleurissent pour la première fois en moyenne plus tôt que les hermaphrodites, ce qui peut fausser les comptages s'ils sont faits trop tôt.

Un troisième type de disjonctions en désaccord avec le schéma de LEVADOUX est constitué par les résultats de croisements *V. vinifera* × *V. riparia*, rapportés par BREIDER et SCHEU, qui s'accorderaient avec une disjonction 1 mâle, 2 hermaphrodites, 1 femelle ; ceci est analogue à la disjonction 4 : 9 : 3 citée par LOOMIS (1957) chez *V. rotundifolia*.

Remarquons que si la disjonction rapportée par BARRETT, et composée de 8 mâles et 7 femelles dans la descendance en autofécondation d'un *V. riparia* mâle paraît ne pas s'accorder avec le schéma qui ne laisse prévoir que la disjonction 3 mâles : 1 femelle, en fait, le χ^2 est égal à 3,75, ce qui correspond à une probabilité de 0,05 à 0,10. Le désaccord n'est pas significatif, surtout si on tient compte de la faiblesse de l'effectif.

CONCLUSION

L'analyse des résultats de disjonctions bien établies permet de souscrire au schéma de LEVADOUX ; il explique d'une façon simple la plupart des observations. Les quelques réserves à faire quant à des disjonctions apparemment non conformes mériteront une discussion plus complète à la lumière d'observations futures complémentaires.

Cependant, l'hypothèse de VAN NIGTEVECHT (1966) pourrait déjà apporter un début d'explication : selon lui l'hermaphroditisme est conditionné par un équilibre entre gènes + et gènes —;

ceux-ci contrôlent l'activité auxinique et par suite l'expression des formes sexuelles. On peut concevoir que, dans les cas que le schéma de LEVADOUX ne suffit pas à expliquer, on ait affaire à un déterminisme plus complexe du sexe. Chez ces espèces, il y aurait un plus grand nombre de gènes en jeu, des mutations ayant pu déplacer l'équilibre génique dans un sens ou dans l'autre selon qu'elles portent sur des gènes + ou des gènes —.

On peut regretter que la paléontologie n'ait pu jusqu'ici nous renseigner davantage sur les formes originelles de *Vitis* ou même sur la nature d'un archétype hypothétique. Cependant, l'étude des espèces dans leur habitat naturel et des considérations sur l'histoire de leur culture conduisent à une explication réaliste de l'apparition de la dioecie et de l'hermaphroditisme.

Le prolongement logique de cette mise au point est la tentative de modification du sexe chez des mâles et des femelles, à laquelle nous nous attachons présentement. L'étude des disjonctions de leurs descendances doit nous fournir les résultats nécessaires qui font défaut jusqu'à présent.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

ON THE GENETICAL CONTRAL OF SEX IN THE GENUS « VITIS ».

This review of OBERLE's and LEVADOUX's paper on the genetical control of sex in the grapevine intends to spur the interest on this problem. New hints toward the physiological control of sex expression seem to open the field of selfing feminized male clones or using them as female in crosses.

Our review leads us to conclude that LEVADOUX's scheme of the genetical control of sex is more likely than OBERLE's to explain correctly this determinism.

Work begun in our Station along these lines should enable us to disclose the remaining obscurities related to the genetical control of sex as well as to facilitate breeding work.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARANOV P., 1927. Zur Morphologie und Embryologie der Weinrebe : Zwittrige und typische weibliche blüte. *Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **45**, 97-144.

BARRETT H. C., 1966. Sex determination in a progeny of a self-pollinated staminate clone of *Vitis*. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **88**, 338-340.

BREIDER H., SCHEU H., 1937. Die bestimmung und Vererbung des Geschlechts innerhalb der Gattung *Vitis*. *Gartenbauwissenschaft.* **11**. 627-674.

LATTIN (de) G., 1939. Über den Ursprung und die Verbreitung der Reben. *Züchter*, **11**, 217-225.

LEVADOUX L., 1946. Étude de la fleur et de la sexualité chez la vigne. *Ann. Éc. nation. sup. agron. Montpellier*, **27**, 1-89.

LOOMIS N. H., WILLIAMS C. F., 1957. A new genetic flower type of the muscadine grape. *J. Hered.*, **48**, 294 et 304.

NEGI S. S., OLMO H. P., 1966. Sex conversion in a male *Vitis vinifera* L. by a kinin. *Science*, **152**, 1624-1625.

NEGRUL A. M., 1937. Variabilität und Vererbung des Geschlechts bei der Rebe. *Gartenbauwiss.*, **10**, 215-231.

Van NIGTEVECHT G., 1966. Genetic studies in *Melandrium*. II. Sex determination in *Melandrium album* and *Melandrium divicum*. *Genetica*, **37**, 307-344.

NITSCH J. P., NITSCH C., 1965. Présence de phytokinines et autres substances de croissance dans la sève d'*Acer saccharum* et de *Vitis vinifera*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112**, 11-18.

OBERLE G. D., 1938. A genetic study of variations in floral morphology and function in cultivated forms of *Vitis*. *Tech. Bull. New York St. agric. Exper. Stn.*, **250**, 1-63.

REIMER F. C., DETJEN L. R., 1910. Self-sterility of the Scuppernong and other muscadine grapes. *North. Carolina agric. Exper. Stn., Bull.*, **209**.

RIVES M., 1962. Centre d'origine et diversification spécifique dans le genre *Vitis*. *IIIe Congrès Eucarpia* 197-201.

STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants*. 643 pp., Columbia univ. Pr., New York.

WOODHAM R. C., ALEXANDER D., MacE., 1966. The effect of root temperature on development of small fruiting *Sultana* vines. *Vitis*, **5**, 345-350.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (1).

CHRONIQUE DES LIVRES

R. RILEY and K. R. LEWIS ed. — CHROMOSOME MANIPULATIONS AND PLANT GENETICS. — Edinburgh and London, Oliver and Boyd Ltd, 1966, 122 p.

Cet ouvrage présente les participations à un symposium tenu à Edinburgh en 1964, dont l'objet était de passer en revue les contributions récentes à la compréhension des problèmes génétiques, cytologiques et évolutifs (c'est-à-dire finalement d'amélioration des plantes) abordés par les manipulations de chromosomes.

Dans les espèces polyploïdes il est possible d'étudier l'effet de soustractions, additions ou substitutions de chromosomes entiers ou de bras de chromosomes. Les possibilités de transfert à la descendance des stocks chromosomiques modifiés ont permis la réalisation de combinaisons extrêmement utiles pour notre connaissance des génomes constitutifs de ces espèces. Chez le Blé, en particulier, ces analyses sont effectuées sous un angle physiologique (SEARS), de comportement méiotique (RILEY et CHAPMAN) ou quantitatif (LAW). Il faut souligner ici la richesse des acquisitions complémentaires ainsi obtenues sur une même espèce. Cependant des possibilités supplémentaires d'analyse sont fournies par l'emploi de ces mêmes méthodes à d'autres genres (Avoine par MCGINNIS, Tabac par CAMERON, Cotonnier par BROWN).

Les espèces diploïdes supportent beaucoup moins bien ces méthodes d'analyse. Les conditions de travail particulièrement favorables offertes par la Tomate mettent remarquablement en lumière les limitations imposées à l'étude cytogénétique par l'état diploïde qui supprime la transmission des délétions par les gamétophytes (RICK et KUSH). Néanmoins l'état diploïde présente un certain nombre d'avantages pratiques qui ont conduit à mettre au point et à analyser une méthode de fabrication de pommes de terre à *n* chromosomes (PELOQUIN, HOUGAS et GABERT).

Les neuf articles qui constituent l'ouvrage caractérisent assez bien les méthodes, les difficultés et l'état d'avancement de la cytogénétique ainsi que l'aide qu'elle peut apporter à l'amélioration des plantes (voir le résumé de GERSTEL et MANN). Concernant de plus exclusivement des plantes économiquement importantes, cet ouvrage intéresse autant les sélectionneurs que les cytogénéticiens.

S. E.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

Le Directeur-Gérant : M.-L CAGNAG

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 6-1967

Dépôt légal : 2e trimestre 1967. *N° d'impression : 569*

28 JUIL. 1967

MINISTÈRE de l'AGRICULTURE
Station
d'Arboriculture
Fruitière
d'Angers
I. N. R. A.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 17 1967 NUMÉRO 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (2), 119-158.

BIOMÉTRIE ET ANALYSE QUANTITATIVE DE LA COMPÉTITION ENTRE GÉNOTYPES CHEZ LA LUZERNE (1)

N. CHALBI

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan

SOMMAIRE

Il s'agit dans ce texte d'un essai d'interprétation mathématique du phénomène de la compétition entre génotypes chez la Luzerne.

Compte tenu de conditions d'expérimentation bien définies, il est proposé une décomposition quantitative de l'observation élémentaire en effets moyens. Chaque concurrent est considéré dans le contexte de la cellule de compétition où il se trouve avec un autre. Des aptitudes moyennes et des interactions sont ainsi définies.

L'ensemble de ces effets moyens est utilisé dans une analyse statistique inspirée des « croisements diallèles ». Ceci a pour objet de mettre en évidence le modèle mathématique choisi pour la décomposition. L'échantillonnage est discuté.

Un exemple numérique qui traite du nombre moyen d'inflorescences par plante est proposé à titre d'application des considérations théoriques.

I. — INTRODUCTION

Dans un premier compte rendu d'expériences, il a été souligné l'importance du phénomène de la compétition entre génotypes et les effets que nous avons pu observer sur de nombreux caractères quantitatifs chez la Luzerne, dans les limites bien définies qui nous ont été imposées par les conditions de notre expérimentation, N. CHALBI (1967).

(1) Cette publication recouvre en partie le travail d'une thèse de doctorat ès- sciences, Faculté des Sciences de Paris.

Le terme « *compétition entre génotypes* » a ici une signification restreinte. Il désigne les interférences biologiques entre individus de génotypes différents, appartenant à une même population, et amenés à coexister dans une aire limitée donnée. L'effet de la compétition sur un caractère quantitatif d'un génotype est mesuré par la différence entre les valeurs de ce caractère lorsqu'un génotype est soumis à l'action d'un compétiteur, et lorsqu'il est en compétition avec lui-même.

L'utilisation en condition de concurrence pratiquement égale de quatre génotypes appelés C, S, H, M, nous a permis d'effectuer des mesures sur chaque génotype cultivé en parcelle pure et en présence de chacun des trois autres. Des caractères tels que le nombre de feuilles à 40 jours d'âge, la hauteur, le nombre de tiges, le nombre de tiges florifères, le nombre d'inflorescences, le poids de matières sèches, le nombre de graines, etc., ont révélé, dans une première analyse, l'existence de modifications plastiques significatives.

Il ressort des différentes comparaisons que l'effet de la compétition sur un génotype peut être quantitativement améliorant, déprimant ou sans action remarquable. Certaines situations montrent une réciprocité des effets entre concurrents. Nous donnons au tableau 1, à titre d'exemple, les résultats relatifs au nombre moyen d'inflorescences exprimés en modification plastique relative. C'est pour un génotype donné, le quotient de l'écart entre sa valeur en parcelle pure et sa valeur en présence d'un compétiteur, par sa valeur en parcelle pure. Cette pondération permet de tenir compte de la différence fondamentale qui existe entre C, S, H, M.

TABLEAU I

C_S	C_H	C_M	S_C	S_H	S_M	H_S	H_C	H_M	M_C	M_S	M_H
— 0,62	— 0,52	— 0,60	— 0,48	+ 0,02	— 0,59	+ 0,67	— 0,21	— 0,50	— 0,02	— 0,14	— 0,29

La lecture des données de ce tableau indique nettement que pour les conditions bien définies de cette expérience, il existe des tendances que nous pouvons qualifier d'aptitudes générales et d'aptitudes spécifiques à la compétition, bien que ces notions feront par la suite l'objet d'une étude détaillée. L'étude de la totalité des caractères cités plus haut nous a porté à conclure que cette aptitude dépend du comportement de l'ensemble des facteurs génétiques propres à chaque génotype de ce matériel.

Le terme génotype est utilisé ici dans un sens large. Il désigne des structures génotypiques qui sont en fait des populations autotétraploïdes allogames. La connaissance parfaite de chacune de ces structures peut être réalisée à l'aide de nombreux caractères quantitatifs.

Ces populations ont une base génétique suffisamment étroite et se trouvent, comme le vérifient les résultats obtenus, génétiquement caractérisées, ce qui autorise l'emploi du terme génotype.

En effet, le lecteur pourrait ici se demander à juste titre si ces modifications plastiques ne sont pas dues simplement à des interférences biologiques particulières aux conditions de cette expérience, ou si, à l'opposé de cela, elles ne reflètent pas l'expression stable et caractéristique d'une structure génotypique en cause. Nous

possédons actuellement un certain nombre de résultats qui semblent être en faveur de la seconde hypothèse, mais dont les développements ne peuvent faire partie de la contexture de cet article. Notons simplement :

— que les interférences entre les génotypes C, S, H et M sont, dans leurs grandes lignes, analogues à celles d'une seconde expérience différant de la présente à la fois par l'année et l'emplacement ;

— que la réciprocité des effets entre les génotypes C et S se retrouve avec une même orientation des effets dans une expérience comprenant plusieurs niveaux de fertilité du milieu ;

— que les résultats obtenus en champ en pleine terre ne présentent aucune contradiction avec l'expérimentation en milieu artificiel dans la serre.

Tous ces résultats semblent donc favorables à l'affirmation de la seconde hypothèse. Ils seront développés et présentés ultérieurement.

Il est évident que l'étude par une méthode biométrique appropriée du phénomène de la compétition entre génotypes et de ses effets sur les caractères quantitatifs doit nous aider à mieux saisir la modalité du déroulement de cette interaction biologique. En effet l'analyse classique selon la méthode des blocs nous permet seulement de comparer quantitativement les effets des différents compétiteurs sur le comportement d'un génotype donné. C'est le comportement global de ce dernier qui est testé. Elle ne nous permet pas de distinguer, dans ce comportement global, la part qui revient aux différentes actions mises en cause. Elle est donc insuffisante.

Essayer de décomposer selon un modèle mathématique adéquat l'ensemble des effets qui agissent quantitativement sur le comportement d'un génotype placé dans le champ d'action d'un compétiteur est l'objet essentiel du présent travail. En nous inspirant d'un modèle mathématique utilisé dans le domaine de la Génétique, celui des « croisements diallèles », nous nous attacherons donc à :

— Mettre en valeur les aspects biométriques de la compétition.
— Établir un modèle mathématique et en définir les paramètres.
— Mettre au point l'analyse de la fluctuation.
— Soumettre un exemple numérique à l'analyse par cette méthode.

II. — ASPECTS QUANTITATIFS ET BIOMÉTRIE DE LA COMPÉTITION

L'aspect biométrique du phénomène de la compétition intergénotypique a été peu étudié malgré l'intérêt évident qu'il présente. La connaissance des relations d'ordre général ou particulier qui existent entre divers génotypes, comme le montre l'exemple cité, nécessite la détermination de caractéristiques propres à chacun d'eux. Ce problème peut être résolu si des paramètres décrivant le comportement du génotype en concurrence peuvent être définis et estimés. Il devient alors nécessaire de choisir un modèle de compétition type (dispositif expérimental, écartement des concurrents, conditions du milieu, etc.), et dont dépend la définition de ces paramètres. Toute modification du modèle entraîne *a priori* une reconsidération de ces paramètres. Il est donc indispensable d'apporter en tête de cette étude, certaines

précisions sur les aspects quantitatifs de ce phénomène, dans un modèle donné, afin de rendre aisée l'analyse biométrique qui suivra. Il est important de remarquer qu'une terminologie appropriée à ce type d'études fait défaut. Aussi, nous essayerons d'apporter tout au long de ce travail les éléments nécessaires d'une terminologie choisie pour saisir la signification biologique des effets et causes contrôlées, en nous inspirant des quelques études déjà entreprises dans ce domaine.

I. — Définition du modèle de compétition entre deux génotypes

Nous avons retenu pour cette étude le modèle monodimensionnel à cause du fait que les effets qui peuvent provenir des actions entre compétiteurs semblent *a priori* les plus simples. Deux génotypes en présence figurent chacun en concurrence avec lui-même et avec l'autre. Les différentes situations étant soumises à l'action d'un même milieu environnemental.

II. *La plante et l'action du milieu*

La manière avec laquelle réagit un organisme au niveau de l'ensemble de ses processus physiologiques, sous l'action d'un compétiteur n'est pas directement observable. Elle peut cependant être appréciée d'une manière indirecte à l'aide de son effet extérieur visible, qui correspond à une modification plastique de son phénotype. Dans l'hypothèse que le phénotype d'un individu P_i isolé est égal à la somme des contributions génotypiques (g_i) et environnementales (E), en dehors de toute interaction entre les deux, sa valeur pour un caractère y est donc :

$$y_i = g_i + E_0$$

Le milieu extérieur où se développe la plante est de nature complexe. Il intervient sur la croissance des plantes par l'apport de ses facteurs tels que la lumière, l'eau, les éléments nutritifs etc., par l'harmonie de sa composition en facteurs physiques et le débit de sa distribution qui doivent importer le plus dans sa contribution.

a) Ce milieu peut abriter un autre organisme P_j, capable d'utiliser les mêmes ressources que P_i et interférer ainsi d'une manière ou d'une autre sur son développement, c'est-à-dire quantitativement, son expression phénotypique. Mather (1961) a dit à ce propos « En condition de compétition, chaque plante ou animal concurrent est considéré comme étant effectivement une partie de l'environnement de l'autre. » Le milieu où se trouve le premier individu P_j, agit donc sur le phénotype de P_i selon deux composantes principales :

— E_0 = milieu extérieur général, représentant les conditions physique de la concurrence.

— E_j = milieu extérieur particulier, dû à la présence du compétiteur P_j, et qui est la composante biologique.

Nous pouvons alors écrire la valeur pour un caractère y de P_i poussant en présence de P_j.

$$y'_i = g_i + E_j + E_0$$

les interactions étant encore supposées négligeables pour simplifier l'exposé.

b) Cette décomposition présente l'avantage de mettre en évidence la nature de l'action que peut exercer un compétiteur sur son voisin. L'effet métrique de la compétition est alors mesuré sur le phénotype de P_i par la différence $y_i - y'_i$ qui représente en fait la fluctuation attribuable à l'effet d'un milieu extérieur particulier E_j, c'est-à-dire à un compétiteur P_j.

Il est donc théoriquement possible de concevoir que l'effet de la compétition contribue à modifier la variation d'une population soumise à l'action d'un compétiteur, sans que cette variation se retrouve obligatoirement transmise à sa descendance. C'est en effet à cette conclusion qu'aboutit K. I. SAKAI (1955).

Ces observations d'un caractère tout à fait général, qui illustrent les relations dues à la compétition entre deux plantes voisines, peuvent être, compte tenu des considérations statistiques nécessaires, étendues à deux populations en présence et définissent ainsi notre modèle de base pour l'étude de la compétition entre génotypes. Nous pouvons alors généraliser le problème et l'établir pour l'étude de plusieurs génotypes à la fois.

12. *Généralisation à n génotypes : définitions*

Considérons maintenant un ensemble de n génotypes différents appartenant à une même espèce et que nous appellerons $\{ G_1, G_2, ..., G_n \}$.

Nous pouvons installer deux d'entre eux, G_i et G_j par exemple dans les conditions de concurrence déjà précisées. Ils constituent alors une *cellule de compétition* que nous désignons par $\{ G_i, G_j \}$. Cette cellule correspond à une population expérimentale composée du mélange des deux à égale importance, dans des conditions aussi homogènes que possibles, chacun des deux génotypes pouvant être identifié et séparé de l'autre lorsqu'il s'agit de recueillir les données expérimentales. Ceci peut être généralisé à tous les couples possibles que peuvent former les n éléments de $\{ G_1, G_2, ..., G_n \}$.

L'observation expérimentale d'un caractère quantitatif y, faite au niveau de la plante individuelle sur G_i ou G_j, lorsqu'ils se trouvent tous les deux inclus dans la cellule $\{ G_i, G_j \}$ est définie ainsi :

y_{ij} = valeur expérimentale du caractère y, produite par G_j poussant en présence de G_i dans $\{ G_i, G_j \}$.

y_{ji} = valeur expérimentale du caractère y, produite par G_i poussant en présence de G_j.

y_{ij} et y_{ji} proviennent donc d'une même cellule de compétition, mais doivent satisfaire aux conditions d'indépendance de l'échantillonnage. Le génotype témoin, cultivé en parcelle pure, se trouve en compétition avec lui-même et est désigné par G_i dans $\{ G_i, G_i \}$. L'observation expérimentale qui lui correspond pour le caractère y est donc désignée par :

$$y_{ii} \text{ ou } y_{jj} \text{ ou } y_{ij} \quad \text{pour} \quad (i = j = 1, ..., n)$$

Une fois ces considérations établies nous sommes amené à choisir une terminologie appropriée qui nous permette de désigner chaque constituant de la cellule de compétition $\{ G_i, G_j \}$. En nous référant aux quelques travaux accomplis dans

ce domaine et en particulier ceux réalisés par S. B. Helgason, F. S. Chebib (1963) nous avons admis d'appeler ainsi chacun des constituants :

— G_j est le génotype exposé à l'effet de la compétition exercé par G_i. C'est lui qui produit la valeur phénotypique y_{ij} qui nous permet de tester son comportement en compétition. Nous le désignerons donc par « *génotype producteur* ».

— G_i est le génotype concurrent de G_j dans $\{ G_i, G_j \}$; il exerce sur G_j une influence compétitive et sera donc appelé « *génotype compétiteur* ».

Dans toute cellule de compétition, chaque constituant est aussi bien producteur que compétiteur, à cause de la réciprocité des effets qui ressort *a priori* du modèle choisi.

TABLEAU 2

Tableau général des observations élémentaires pour n génotypes (G_1 ..... , O_n)

(2) ↓ (1)→	G_1	G_2	.....	G_i	G_j	.....	G_n	$\sum_j y_{ij}$
G_1	y_{11}	y_{12}	.....	y_{1i}	y_{1j}	.....	y_{1n}	$Y_{1.}$
G_2	y_{21}	y_{22}	....	y_{2i}	y_{2j}	.....	y_{2n}	$Y_{2.}$
.	.	.		.	.		.	
	.	.		.	.			.
	.	.		.	.		.	.
.		.		.	.		.	.
		.		.	.		.	.
.	.	.		.	.		.	.
G_i	y_{i1}	y_{i2}	....	y_{ii}	y_{ji}	.....	y_{in}	$Y_{i.}$
G_j	y_{j1}	y_{j2}	....	y_{ji}	y_{jj}	.....	y_{jn}	$Y_{j.}$
.	.	.		.	.		.	.
.	.	.		.	.		.	.
.	.	.		.	.		.	.
G_n	y_{n1}	y_{n2}	.....	y_{ni}	y_{nj}	.....	y_{nn}	$Y_{n.}$
$\sum_i y_{ij}$	$Y_{.1}$	$Y_{.2}$	...	$Y_{.i}$	$Y_{.j}$	...	$Y_{.n}$	$Y_{..}$

(1) Génotype producteur.
(2) Génotype compétiteur.

13. *Recherche d'une synthèse*

Les effets de la compétition peuvent être étudiés par leurs conséquences sur les caractères quantitatifs, comme il a été montré chez la Luzerne. L'ensemble de toutes les observations recueillies sur les constituants de toutes les cellules de compétition obtenues à partir des génotypes $\{ G_i, ..., G_n \}$, y compris celles du type $\{ G_i, G_i \}$, constitue n^2 données numériques. Dans le but de grouper toutes les informations recueillies sur ces données et procéder à une synthèse des résultats partiels, nous

pouvons les disposer dans un tableau carré en prenant le soin de faire figurer à ses deux entrées, comme l'indiquent les tableaux 2 et 3 :

— Horizontalement les génotypes $\{ G_i, ..., G_j, ..., G_n \}$ producteurs, sur lesquels les données sont recueillies.

— Verticalement les génotypes $\{ G_1, ..., G_i, ..., G_n \}$ compétiteurs, ayant exercé une influence compétitive sur les premiers.

— La diagonale principale comprend alors les données des n parcelles pures.

Comme il a déjà été remarqué par K. I. SAKAI (1961) et par S. B. HELGASON, S. B. CHEBIB (1963) une première indication sur le comportement de chaque génotype sous l'effet de la compétition, peut être fournie par l'établissement des sommes de chaque ligne et de chaque colonne de ce tableau.

TABLEAU 3

Analyse préliminaire de l'effet de la compétition sur le poids de matière sèche (en milligrammes) pour les génotypes C, S, M, après un mois d'expérience en serre

(Lusignan, janvier 1965)

(1) ↓ (2) →	C	M	S	T_i	t_i	d_i
C	91,3	80,8	70,6	242,8	80,9	— 8,9
M	67,1	84,8	84,0	235,9	78,6	— 11,2
S	69,1	83,7	93,5	246,3	82,1	— 7,7
T_j	136,2	164,5	154,6			
t_j	68,1	82,2	77,3		t_o = 89,8	
d_j	— 23,2	— 2,5	— 16,1			

(1) Génotype compétiteur G_i ; (2) génotype producteur G_j.

$$t_o = \frac{1}{n} \sum_{i=j} y_{ij} = 89{,}8$$

$$T_i = \sum_j y_{ij} \quad (j = 1, \ldots, n)$$

$$T_j = \sum_i y_{ij} \quad (i \neq j)$$

$$t_j = \frac{1}{(n-1)} T_j \quad ; \quad t_i = \frac{1}{n} T_i$$

$$d_i = t_i - t_o \quad ; \quad d_j = t_j - y_{jj}$$

La comparaison entre eux des totaux par ligne, c'est-à-dire :

$$Y_{1.}, \ldots, Y_{i.}, \ldots, Y_{n.} \text{ tels que } Y_{i.} = \sum_j y_{ij}$$

permet de faire un classement des génotypes $\{ G_1, ..., G_n \}$ selon l'influence compétitive de chacun sur le rendement de tous les autres.

La comparaison entre elles des sommes par colonne, autrement dit :

$$Y_{.1}, \ldots, Y_{.j}, \ldots, Y_{.n} \quad \text{telles que } Y_{.j} = \Sigma\, y_{ij}$$

permet d'effectuer un classement des n génotypes selon leur aptitude à produire sous l'effet de l'influence compétitive de tous les autres.

Dans les deux cas, un terme moyen peut être comparé à la valeur correspondante située sur la diagonale principale.

Afin de mieux concrétiser ces notions, il est opportun de présenter un bref exemple numérique, grâce aux résultats que nous avons obtenus à partir d'un essai réalisé en serre en début de l'année 1965 avec trois génotypes C, S, M de Luzerne. L'essai a été implanté en bac, sur un milieu composé d'un mélange de terreau, de sable, et de terre et a été récolté au bout d'un mois environ. Les données sont relatives au poids de matière sèche moyen par plante dans chaque traitement, l'essai étant constitué par cinq blocs complets au hasard. Il s'agit donc en fait d'un poids de matière sèche exprimé en milligrammes et portant sur la moyenne de plus de 200 plantes au niveau de chaque traitement, celui-ci étant la nature génotypique du concurrent. Ces données sont celles qui figurent sur le tableau 3 ; la diagonale principale correspond aux moyennes en parcelle pure. Sans pousser très loin l'analyse de ces chiffres, nous dégageons les deux points principaux :

a) Nous pouvons calculer verticalement le rendement moyen d'un génotype donné soumis à l'influence compétitive des deux autres et le comparer à son rendement en parcelle pure. Nous avons ainsi une manière d'illustrer sa résistance à l'influence compétitive. Ainsi dans les conditions de cet essai, les génotypes C et S produisent en moyenne moins en présence d'un autre qu'en présence d'eux-mêmes (68,1 et 77,3 pour 91,3 et 93,5 en pure respectivement). Le génotype M semble pratiquement indifférent à la nature de son compétiteur. Dans cet exemple, le classement selon la résistance à l'influence compétitive serait donc, par valeur décroissante :

$$C > S > M$$

b) Nous pouvons de même établir horizontalement, pour ce caractère le rendement moyen de tous les génotypes sous l'effet d'un compétiteur commun G_i. Ce rendement moyen peut être comparé à la moyenne de toutes les parcelles pures. Cela permet de faire un classement entre les influences compétitives que rencontrent en moyenne tous les génotypes, de la part d'un même compétiteur à chaque fois ; la moyenne générale des différentes parcelles pures sert de base pour la comparaison. Cette moyenne des parcelles pures est ici égale à 89,9. Nous dirons que dans les conditions de cet essai, C, S et M exercent chacun une influence compétitive désavantageuse et qu'ils se classent pour cette influence selon l'ordre décroissant suivant :

$$S \leqslant C < M$$

Cette méthode présente l'avantage de fournir rapidement des indications sur le comportement global de chaque génotype ; cependant elle n'est qu'approximative et d'un intérêt limité lorsque l'objectif visé est de saisir, par la décomposition quantitative au niveau de la cellule de compétition, la modalité de l'interférence biologique.

2. — Décomposition des effets de la compétition intergénotypique

Nous allons dans ce paragraphe présenter un essai de décomposition du comportement d'un génotype sous l'effet de la compétition et l'aspect quantitatif qui en ressort. Le tableau 2 montre d'une manière évidente qu'il existe pour un génotype G_i donné deux effets de nature biologique fondamentalement différente, selon que l'on considère son influence sur les valeurs qui se trouvent ordonnées sur les lignes ou selon que l'on considère les colonnes.

21. *Hypothèse de la décomposition des effets*

Dans une même cellule de compétition $\{ G_i, G_j \}$, nous pouvons donc dire que G_i est compétiteur et G_j producteur. Ceci entraîne le fait que chacun d'eux constitue une partie de l'environnement de l'autre et implique une loi de réciprocité des effets entre les concurrents, lorsque c'est le cas.

Nous supposons donc à titre d'hypothèse que les phénomènes les plus importants qui ont lieu au niveau de deux individus moyens représentatifs des génotypes G_i et G_j peuvent être rattachés à deux catégories principales d'action. Cette hypothèse sera vérifiée et argumentée d'une part par le développement théorique qui suit et, d'autre part par une application numérique qui sera présentée à la fin. Nous allons donc présenter tout d'abord l'aspect général de ces catégories de phénomènes et nous envisagerons leur quantification par la suite ; nous préciserons alors la terminologie.

211. *Les phénomènes d'action ou l'influence compétitive*

Tout au long de la croissance d'une plante isolée, le volume du milieu physique environnant qui se trouve ainsi envahi, s'accroît. En compétition, l'action d'une plante consiste, lorsque les conditions le permettent, à « exercer une influence compétitive sur la croissance d'une voisine », c'est-à-dire, l'empêcher d'utiliser le milieu commun, ou à défaut lui imposer un rythme d'utilisation, et par là, une certaine expression phénotypique.

Il s'ensuit que l'action d'un génotype moyen G_i, compétiteur, s'identifie avec la plus ou moins grande liberté laissée, en moyenne, à un concurrent G_j, producteur, de se développer. Elle illustre la contrainte moyenne que G_i peut imposer à un voisin.

Cette aptitude moyenne à exercer une influence compétitive, qui dépend de la nature de G_i, est donc quantitativement mesurable par l'effet moyen qu'elle produit sur le phénotype d'un producteur G_j.

212. *Les phénomènes de réaction ou la résistance à la compétition*

La manière dont une plante isolée placée dans un milieu donné réagit pour en utiliser les éléments et dépasser les différents stades de son développement dépend en grande partie de sa vigueur, qui est elle-même contrôlée par son potentiel génétique. En compétition, cette réaction dépend en fait de l'aptitude que lui confère son potentiel génétique propre, corrigée par sa « capacité moyenne à résister à l'effet d'une

influence compétitive ». Cette réaction s'identifie donc pour un génotype moyen G_j avec son aptitude à la compétition. Elle englobe ainsi :

— L'aptitude à résister à une influence compétitive.
— l'aptitude au rendement d'une manière générale

et constitue sur le plan pratique un tout inséparable à cause du caractère relatif de l'aptitude au rendement, comme l'ont déjà noté S. B. Helgason et F. S. Chebib (1963).

La notion d'aptitude moyenne à la compétition dépend de la nature de G_j, producteur et se trouve quantitativement mesurable sur son phénotype par le rendement sous l'effet d'une contrainte moyenne.

Il est utile de noter que la manière dont se trouve ici formulée cette hypothèse sur les phénomènes d'action et de réaction illustre de façon théorique les conditions uniformes de la cellule de compétition expérimentale (régularité du peuplement, constance de la distance entre individus, milieu physique homogène, etc.). L'extension de telles notions aux peuplements agronomiques, plus complexes, nécessite donc de nombreuses corrections.

La possibilité de décomposer les effets de la compétition a déjà été formulée par T. Yamada (1960) qui, sans toutefois approfondir cet aspect comme il est fait ici, l'énonce de cette manière : « La compétition doit être définie comme étant l'action et la réaction entre plantes, lorsque celles-ci se trouvent en concurrence pour l'eau, les éléments nutritifs et la lumière. »

22. *Aspects biométriques de la décomposition*

Les notions d'action et de réaction ne peuvent être utilisées à bon escient dans une étude biométrique, si elles ne sont pas définies d'une manière plus rigoureuse et tout particulièrement au niveau de la signification quantitative de leurs effets.

Considérant toujours la cellule de compétition $\{ G_i, G_j \}$, comme il a été défini, nous pouvons recueillir deux sortes de résultats pour un caractère y :

y_{ij} valeur moyenne produite par G_j en présence de G_i ;
y_{ji} valeur moyenne produite par G_i en présence de G_j.

Les observations y_{ij} et y_{ji} représentent les résultats des effets d'action et de réaction dus à la compétition, autrement dit le comportement de chaque constituant de la cellule sous l'effet de l'autre. Si nous admettons que :

— m symbolise un effet moyen de la population composée des deux génotypes dans cette cellule.

— e_{ij} représente l'effet du milieu environnemental attaché à y_{ij} ;

— les effets d'action et de réaction sont purement additifs, nous verrons plus loin que l'additivité n'est pas une règle absolue et qu'il peut y avoir interaction, nous pouvons alors, en dehors de tout dispositif expérimental précis décomposer les données observées selon :

$$y_{ij} = m + a_i + b_j + e_{ij}$$
$$y_{ji} = m + a_j + bi + e_{ji}$$

Les quantités $(a_i + b_j)$ d'une part et $(a_j + b_i)$ représentent pour le caractère y de G_i et de G_j respectivement, les effets métriques de leurs structures génotypiques et mesurent leur comportement sous l'effet de la compétition.

En reconsidérant le tableau 2, où se trouvent les n^2 observations y_{ij} relatives à tous les couples possibles $\{ G_i, G_j \}$ nous pouvons étendre cette décomposition, dans les limites que nous nous sommes imposées, à l'ensemble des cellules de compétition. L'effet moyen général de tous les génotypes étant ici :

$$m = \frac{1}{n^2} \sum_i \sum_j y_{ij}$$

Chaque donnée y_{ij} peut être décomposée selon le modèle :

$$y_{ij} = m + a_i + b_j + e_{ij} \quad (i,j = 1,2, ..., n)$$

toute autre donnée du tableau se déduit aisément de celle-là.

Les travaux réalisés par B. GRIFFING (1956) dans le domaine de la génétique à propos des aptitudes générales et spécifiques à la combinaison nous portent à considérer les effets d'action et de réaction comme les effets principaux de la décomposition mathématique ; par définition, nous appellerons donc, pour un même génotype G_i :

a) a_i = *effet moyen d'agressivité propre à* G_i ; il mesure la variation du rendement y_{ij} d'un génotype moyen G_j soumis à son influence compétitive ; c'est son « *aptitude moyenne à l'agressivité* ».

b) b_i = Effet génotypique moyen de résistance à la compétition de G_i, dû à sa nature ; il mesure sa capacité de produire un rendement y_{ij} en présence d'un compétiteur moyen. C'est son « *aptitude moyenne à la compétition* ».

Les phénomènes d'action et de réaction se trouvent ainsi quantifiés et définis en termes qui permettent leur utilisation ultérieure dans une analyse statistique. Nous nous sommes jusqu'ici limité au cas essentiellement théorique de l'additivité des effets principaux. Dans ce cas, les aptitudes moyennes à l'agressivité et à la compétition se définissent comme des caractéristiques propres à chaque génotype et ayant pour chacun une valeur définie sans biais. En réalité cela n'est vrai que sur le plan théorique. Dans la pratique, la connaissance exacte de ces deux catégories d'effets moyens est soumise à certains risques. Bien qu'il en sera largement traité plus loin, nous en signalons l'essentiel.

En premier lieu, leur détermination pour un génotype, est d'autant plus précise que le nombre des compétiteurs utilisés pour tester dans ce domaine est élevé.

D'autre part, l'additivité des effets n'est pas une règle absolue. Si les résultats quantitatifs des génotypes en parcelle pure (diagonale principale du tableau 2) se décomposent selon le modèle :

$$y_{ii} = m + a_i + b_i + e_{ii} \quad (i = 1, ..., n)$$

toute différence significative par rapport à zéro de l'expression $(y_{ii} + y_{jj}) - (y_{ij} + y_{ji})$ implique soit la non-additivité des effets soit l'existence d'interaction qui constitue en fait une *aptitude spécifique à la compétition* entre G_i et G_j.

23. *Conclusion*

La décomposition des effets de la compétition, tel qu'il vient d'être présenté, possède, outre l'avantage de nous renseigner sur la signification biologique des effets qui agissent, celui de nous permettre une quantification de ces effets moyens.

Nous avons pu ainsi voir que la donnée expérimentale, recueillie sur un génotype en présence d'un autre se présente comme la résultante de deux contributions ou aptitudes moyennes :

— L'effet moyen du génotype producteur.
— L'effet moyen du génotype compétiteur.

Cette dualité des contributions ressort nettement du tableau 2. L'hypothèse de l'additivité pure et simple des effets moyens, étendue à l'ensemble des données doit nous permettre la détermination de ces effets moyens à l'aide d'un modèle mathématique approprié. Leur estimation rend donc possible l'étude de leur variation et la connaissance de leur importance en biologie.

Cependant, l'existence de relations particulières entre génotypes en compétition, comme il est souvent le cas (ainsi le montre le tableau 1), entraîne qu'un tel modèle mathématique ne peut être satisfait que s'il nous renseigne aussi sur les interactions dues à une spécificité biologique entre concurrents.

III. — RECHERCHE D'UN MODÈLE MATHÉMATIQUE D'ANALYSE

Étant donné les observations d'ordre biométrique faites à propos de la décomposition des effets de la compétition, il devient alors nécessaire de trouver un modèle mathématique plus complet, capable de nous renseigner sur les interactions complexes qui peuvent avoir lieu entre concurrents. Un effort d'abstraction nous rend à même de pouvoir traiter de ce problème particulier grâce à l'adaptation d'un modèle d'analyse emprunté à un aspect de la génétique quantitative, celui des croisements diallèles.

1. — Les croisements diallèles

La théorie des croisements diallèles a fait l'objet de très nombreux travaux. Une première étude qui porte essentiellement sur l'analyse de la variation a été établie par F. Yates (1947). Elle a été suivie par d'autres, plus approfondies et dont notamment celles de J. L. Jinks (1954), B. T. Hayman (1954 *a* ; 1954 *b*), O. Kempthorne (1952-1956) et B. Griffing (1956 *a* et *b*), Cockerham (1963), pour ne citer que les études d'ordre théoriques. Nombreuses applications à des domaines divers ont été de même réalisées.

11. *Considérations générales*

Un croisement diallèle complet, tel qu'il se dégage des travaux de B. I. Hayman (1954-*a*) B. Griffing (1956) et O. Kempthorne (1952, 1956), se présente comme l'ensemble des résultats de tous les croisements possibles entre n lignées parentales

homozygotes prises 2 à 2, auxquels on ajoute les n autofécondations ou lignées parentales, chacune des lignées étant considérée une fois comme parent mâle et une fois comme parent femelle.

Un tableau diallèle consiste donc pour un caractère quantitatif donné, en un tableau composé de n^2 mesures ou observations, tableau 2, qui peuvent être classées selon trois catégories :

— n données parentales ou autofécondations, sur la diagonale principale.
— $(n - 1)/2$ données de la F_1 relatives aux croisements directs ;
— $(n - 1)/2$ données de la F_1 relatives aux croisements réciproques des précédents. Il s'agit alors de croisement diallèle complet.

Outre le croisement diallèle complet, il existe des cas où les données à analyser forment un type incomplet, selon que l'on ait :

— $n\ (n - 1)$ données de la F_1, les autofécondations étant exclues.
— $n\ (n + 1)/2$ données relatives à une F_1 (croisements directs par exemple) et aux n autofécondations.
— $n\ (n - 1)/2$ données relatives à une F_1 seulement.

Les éléments de chaque ligne ou de chaque colonne se rapportent donc à un parent donné qui leur est commun et se trouvent, comme nous l'avons souligné dans le cas de la compétition, marqués par la nature de sa contribution. L'étude de l'ensemble des observations d'un croisement diallèle a pour but de faire ressortir les propriétés génétiques propres aux différentes lignées parentales. La description de la structure génétique de ces lignées parentales et leur comparaison peut être réalisée grâce à l'estimation et l'étude de la variation de leurs paramètres. L'estimation de ces paramètres se fait à l'aide d'un modèle mathématique qui permet ainsi par l'examen de la descendance, la mise en évidence de l'effet moyen de chaque apport parental. Il existe ainsi autant de modèles d'analyse que de types de croisements diallèles comme l'indique B. GRIFFING en détail.

La détermination des paramètres et l'étude de leur variation seraient aisées sans l'existence d'hypothèses limitatives inhérentes :

— au type de croisement diallèle en considération.
— à la structure génétique des parents ;
— à la nature du choix et de l'échantillonnage des parents, compte tenu des considérations de C. EISENHART (1947) sur le Modèle I et le Modèle II d'analyse de la variance, comme nous le verrons plus loin.

12. *Choix d'un modèle, les effets moyens*

Il n'est pas dans l'objectif de ce travail de présenter l'étude du croisement diallèle en détail. Nous nous bornons simplement à utiliser de cette théorie les éléments qui peuvent nous aider à analyser le phénomène de la compétition entre génotypes, grâce à une analogie qui existe entre les deux aspects. Nous nous devons donc, en vue de cette adaptation, de limiter le modèle choisi, par les hypothèses restrictives annoncées :

a) Le type de croisement diallèle que nous utiliserons sera le type complet, c'est-à-dire un modèle constitué de n^2 observations réalisées sur les n parents et les $n\ (n - 1)$ croisements directs et réciproques.

b) Les hypothèses inhérentes à la structure génétique des lignées parentales sont les suivantes :

— La ségrégation est diploïde.

— Les lignées parentales sont homozygotes.

— Absence de multiallélisme.

— Les gènes ont une action indépendante, on admet qu'il n'y a pas d'interaction entre des loci différents, mais qu'il y a possibilité d'interaction entre allèles situés à un même locus, au niveau du zygote.

— L'expression phénotypique est égale à la somme de la contribution génotypique et de la contribution environnementale, ces deux étant associées au hasard.

Les hypothèses (*a*) et (*b*) nous permettent alors d'établir, en dehors de tout dispositif expérimental précis, un modèle mathématique de décomposition de l'observation y_{ij} faite sur la descendance issue du i^e parent pris comme mâle et du j^e parent pris comme femelle,

$$y_{ij} = m + a_i + b_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij}$$

les paramètres de cette décomposition étant les suivants :

m = effet moyen de toute la population, composée des n^2 observations,

a_i = effet moyen du parent G_i ou son aptitude générale à la combinaison,

b_j = effet moyen du parent G_j ou son aptitude générale à la combinaison,

s_{ij} = effet d'interaction, propre au croisement (G_i, G_j), ou son aptitude spécifique à la combinaison,

r_{ij} = effet maternel ou réciproque dû à l'utilisation de G_i comme parent mâle et de G_j comme femelle et réciproquement,

e_{ij} = erreur due au hasard et à toute source de variation incontrôlée.

c) L'estimation des paramètres énumérés et l'étude de leur variation dépend étroitement de la nature de l'échantillonnage. Nous discuterons amplement de cet aspect plus loin, à l'occasion du problème de l'estimation.

13. *Remarques*

Le terme s_{ij} représente l'interaction entre allélomorphes dans l'analyse génétique et conduit à l'estimation de la dominance.

Le terme r_{ij} représente dans un croisement donné un effet complexe qui peut exister du fait de différences possibles entre les contributions des lignées parentales de ce croisement, selon qu'elles interviennent comme élément pollinisateur ou comme support maternel. Pour être décelé, cet effet nécessite l'utilisation des croisements directs et de leurs réciproques. L'aspect quantitatif et la fluctuation seront abordés à propos de la compétition. Nous pouvons cependant remarquer que, dans le cas d'effets maternels véritables, cet effet peut être attribuable à des différences de richesse au niveau des cytoplasmes ; dans le cas de simples effets de réciprocité, il pourrait être dû par exemple à des phénomènes d'hérédité liée au sexe, comme le remarque S. WEARDEN (1964).

Dans la mesure où s_{ij} et r_{ij} ne représentent pas des effets importants, ils se confondent avec le terme e_{ij} ; nous devons donc faire appel à un dispositif expérimental donné, généralement celui des « blocs complets au hasard », pour être à même de tester leur existence.

2. — Analogie entre diallèle et compétition intergénotypique

Ces brèves considérations faites à propos de l'essentiel de la théorie du croisement diallèle nous permettent d'utiliser l'analogie qui existe entre certains développements de cette théorie et le phénomène de la compétition entre génotypes selon le modèle choisi, ce qui rend possible la construction définitive d'un modèle d'analyse de la compétition.

21. *Les limites de l'analogie ; les aptitudes moyennes*

On rencontre aussi bien dans le domaine de la génétique quantitative que dans le domaine de la compétition intergénotypique, une dualité des contributions, ce qui rend l'analogie justifiable pour l'étude de chacun des constituants de la cellule de compétition $\{ G_i, G_j \}$. Bien que cette analogie permette de réaliser une analyse satisfaisante du phénomène, il faut noter qu'il existe des différences remarquables entre les deux domaines d'utilisation.

Dans le modèle diallèle choisi, chacune des n^2 observations traduit quantitativement l'expression phénotypique d'un zygote qui est lui-même considéré comme le résultat d'une dualité d'apports parentaux, l'un mâle et l'autre femelle. L'effet métrique moyen de ces deux apports dépend tout d'abord du potentiel nucléaire du zygote et a dans le cas de l'observation particulière y_{ij} pour valeur réduite

$$a_j + b_i + s_{ij}$$

s_{ij} pouvant être négligeable. L'utilisation de l'observation réciproque ne change pas cette valeur nucléaire, mais permet de tenir compte dans le zygote de toute source de fluctuation extra-nucléaire. Elle entraîne ainsi une corrrection par un terme dû à la différence entre effets maternels des lignées parentales, comme il a déjà été expliqué plus haut.

Dans le cas qui nous intéresse ici, chacune des n^2 observations décrit quantitativement l'expression phénotypique d'un constituant de la cellule de compétition après une épreuve de concurrence. Elle représente donc, au niveau de ce constituant, le résultat de deux catégories d'effets principaux, c'est-à-dire l'action et la réaction, qui composent le phénomène de la compétition, comme il a été vu en début de ce texte.

La comparaison des deux domaines d'application nous porte donc à assimiler d'une part « l'aptitude moyenne à l'agressivité » à la contribution parentale mâle et d'autre part, « l'aptitude moyenne à la compétition » à la contribution parentale femelle. Dans une compétition donnée, c'est le comportement global de chacun des concurrents, mesuré par son expression phénotypique au niveau d'un caractère quantitatif donné, qui correspond dans le croisement diallèle à la donnée recueillie sur un zygote de la F_1.

La transposition de cette méthode d'analyse aux phénomènes de la compétition doit donc nous permettre :

— de connaître l'effet général sur un génotype.

— de décomposer cet effet général de manière à déterminer pour chaque génotype des paramètres a et b tels que nous les avons définis, et faire ainsi ressortir par l'étude de leur variation, des conclusions d'ordre prédicatif quant au comportement de ce génotype en compétition.

Cependant, cette transposition a des limites. Bien que cela n'interfère ni sur la signification donnée à ces paramètres, ni sur la conduite de l'analyse à laquelle nous nous limiterons, il faut remarquer que la symétrie qui existe entre les contributions parentales au niveau du zygote dans le diallèle, n'est pas rigoureuse entre l'aptitude moyenne à la compétition et l'aptitude moyenne à l'agressivité. Il sera traité de cet aspect plus loin.

22. *Les interactions — Spécificité de la compétition*

Les effets n'étant pas purement additifs, nous serons amenés à tenir compte des interactions d'ordre divers qui peuvent exister en compétition :

221. *Aptitude spécifique.*

L'existence de rapports spécifiques entre concurrents dans une même cellule de compétition entraîne un effet moyen s_{ij} qui illustre l'importance de l'interaction biologique particulière aux compétiteurs en présence.

Dans une étude de la variation, cet effet indique l'aptitude spécifique à la compétition et met en valeur la fluctuation biologique contrôlable qui peut exister entre différentes cellules de compétition.

222. *Différences « Intra-Cellule ».*

Outre les causes énumérées qui peuvent influer sur le comportement d'un génotype en compétition, il en existe d'autres dont nous assimilons les effets à une interaction complexe, et qui sont comparables, dans le diallèle à ce que HAYMAN (1954) groupe en effets maternels.

Pour la cellule $\{ G_i, G_j \}$, c'est ce qui résulte d'une différence d'effets entre le cas où un génotype est utilisé comme producteur et le cas où il tient lieu de compétiteur. Autrement dit, si pour les concurrents G_i et G_j en présence, nous appelons :

$$\begin{cases} d_i = a_i - b_i, \text{ l'écart entre l'aptitude à la compétition et l'aptitude à l'agressivité propres à } G_i, \\ d_j = a_j - b_j, \text{ l'écart entre l'aptitude à la compétition et l'aptitude à l'agressivité propres à } G_j, \end{cases}$$

une différence remarquable des écarts entre les aptitudes moyennes de chacun des constituants à l'intérieur d'une même cellule, telle que :

$$d_i - d_j = (a_i - b_i) - (a_j - b_j)$$

peut influer quantitativement sur le comportement du génotype considéré.

Dans une étude de la variation, cette différence met donc surtout en valeur la fluctuation biologique contrôlable qui peut exister à l'intérieur de chaque cellule, de compétition. Elle intervient par deux sortes d'effets, statistiquement déterminés comme il sera montré par la suite. Ce sont :

a) *L'effet principal de la différence entre les écarts.*

Cet aspect fournit en réalité une indication supplémentaire sur la nature de chaque génotype étudié et contribue ainsi à nous informer sur l'écart entre ses deux aptitudes en matière de compétition. L'étude de la variation montrera plus loin qu'il devient possible à l'aide de cette notion, de décrire chaque génotype par la distance quantifiée qui sépare ses deux aptitudes et le comparer ainsi à d'autres génotypes, à l'aide d'un coefficient de « sensibilité moyenne à la compétition ».

Cette notion de différence que nous désignerons dans un but pratique par « intra-cellule », ou dans les cellules, doit avoir sans doute une importance biologique des plus grandes. Elle se trouve mise en évidence statistiquement par un effet très significatif, comme le montrera l'exemple numérique. Bien qu'elle constitue *a priori* une indication sur la variation à l'intérieur de chaque cellule, son sens biologique profond nous échappe toutefois.

b) *L'effet d'interaction entre ces écarts*, pour une cellule de compétition donnée. Il mesure la réciprocité des effets entre deux concurrents. L'analyse nous montre que cet effet est généralement négligeable.

En résumé, effet principal et interaction dus à la « différence intra-cellule » interviennent en définitive dans le modèle par un terme :

$$r_{ij} = d_i - d_j + d_{ij}$$

23. *Conclusion*

Il est aisé de conclure à propos de cette analogie que la transposition du modèle d'analyse des diallèles au cas de la compétition intergénotypique semble *a priori* satisfaisante pour l'étude des aspects biologiques de ce phénomène. Néanmoins, cette analyse doit être pratiquée compte tenu des limites qui nous sont imposées par la nature de ce phénomène. Bien que ces différents points soient repris plus loin, il est bon de remarquer que :

— Quantitativement parlant, c'est le comportement d'un compétiteur donné, c'est-à-dire d'un constituant seulement de la cellule de compétition qui s'identifie dans le modèle génétique à la performance métrique du zygote, c'est-à-dire d'un élément de la F_1.

— Ce comportement dépend à la fois des différences fondamentales entre aptitudes et des interactions variées que nous venons de voir. Ces interactions nous permettent donc de contrôler toute fluctuation biologique imputable à un autre facteur que le hasard d'une part entre différentes cellules et d'autre part à l'intérieur des cellules de compétition.

— Pour saisir la fluctuation qui a lieu à l'intérieur de la cellule de compétition, et qui se trouve caractérisée par la différence « intra-cellule », nous avons besoin de deux données réciproques, c'est-à-dire en fait des deux constituants de cette cellule. C'est cette raison biologique importante qui implique pour l'étude de la compétition, la transposition du type de croisement diallèle complet, c'est-à-dire à n^2 observations.

3. — Le modèle mathématique définitif pour la compétition

31. *Le modèle mathématique et les paramètres*

Compte tenu des aspects biométriques exposés et de la décomposition du phénomène de la compétition au niveau de chaque structure génotypique, nous pouvons établir le modèle définitif. Ainsi, la donnée y_{ij} recueillie sur G_j subissant l'influence compétitive de G_i sera décomposée en effets moyens tels que :

$$y_{ij} = m + a_i + b_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij}$$

avec m = effet moyen de la population composée des n^2 observations,

a_i = aptitude moyenne à l'agressivité de G_i,
b_j = aptitude moyenne à la compétition de G_j,
s_{ij} = aptitude spécifique moyenne à la compétition relative à $\{ G_i, G_j \}$
r_{ij} = effet moyen dû à la « différence intra-cellule ».
e_{ij} = erreur aléatoire due au hasard et à toute source de variation incontrôlée, de moyenne nulle et de variance σ_e^2.

La connaissance des effets moyens et notamment celle des a_i et b_i pour chaque génotype nous permet *a priori* d'effectuer un classement des génotypes pour ce qui, dans leur structure, est relatif à la compétition. Une connaissance suffisante de ces paramètres doit s'appuyer :

— sur leur estimation,
— sur l'analyse de leur variation.

32. *L'échantillonnage et la connaissance des paramètres*

Parmi tous ces paramètres, ce sont les estimées des aptitudes moyennes a_i et b_i qui sont les plus intéressantes lorsque le but recherché est celui d'obtenir de véritables caractéristiques descriptives des génotypes à étudier en compétition. Cependant les conditions de l'échantillonnage sont dans ce cas d'une grande importance.

En effet, la partition de la variance selon ses composantes, pour le modèle mathématique établi, dépend, comme l'indiquent de nombreux auteurs dont B. Griffing (1956), Hayman (1963) et d'autres, de la nature de l'échantillonnage dont sont issus les n génotypes $\{ G_1, G_2, \ldots, G_n \}$. Il existe ainsi deux manières de choisir les génotypes :

a) Chaque génotype est représenté par un échantillon choisi délibérément. L'analyse de la variance, construite selon la méthode des moindres carrés ne permet que de comparer les moyennes des génotypes choisis et détecter les différences qui peuvent exister entre eux. Il s'agit là du Modèle I décrit par C. Eisenhart (1947).

b) Le génotype est un échantillon prélevé au hasard dans une population. « L'analyse de la variance » a dans ce cas tout le sens consacré à ce mot et permet de dégager la variation biologique qui existe dans l'ensemble de la population. C'est alors le modèle II d'Eisenhart, beaucoup plus intéressant du point de vue biologique.

Les modèles I et II d'analyse de la variance admettent tous les deux les mêmes critères F, mais diffèrent par la décomposition. Pour le problème qui nous préoccupe, c'est-à-dire la connaissance des divers paramètres qui composent le modèle mathématique établi, nous serons, selon que notre échantillon est choisi délibérément ou prélevé au hasard, dans l'une des deux éventualités :

321. *Le modèle I.*

Seule l'erreur aléatoire e_{ij} est distribuée normalement avec une moyenne nulle et une variance σ_e^2

Tous les effets a_i, b_j, s_{ij}, r_{ij} sont des constantes. Ils n'ont pas de variance au sens propre, mais on peut calculer un carré moyen propre à chaque effet. On peut donc ainsi comparer les aptitudes des génotypes choisis, mais les conclusions qui en découlent ne sont applicables qu'aux génotypes eux-mêmes.

322. — *Le modèle II.*

Tous les effets a_i, s_{ij}, r_{ij}, e_{ij}, sont des variables aléatoires distribuées normalement et indépendamment avec une moyenne nulle et une variance σ_a^2, σ_b^2, σ_s^2, σ_r^2, σ_e^2 respectivement. Seule la moyenne générale m est constante. Ces paramètres sont ceux de la population dont se trouve issu chaque échantillon et les conclusions qui peuvent être établies intéressent toute la population. La partition de la variance peut être alors poussée à un haut degré.

Une fois ces précisions relatives à la valeur intrinsèque de la connaissance de ces paramètres établies, il est bon de souligner qu'il sera présenté dans la limite de cette étude, uniquement la première étape de l'analyse de la variation, celle qui précède obligatoirement toute décomposition de la variance du fait qu'elle aboutit à l'estimation des sommes des carrés des différents effets, et qui est donc valable qu'il s'agisse du modèle I ou du modèle II. L'application numérique qui sera fournie à titre d'exemple porte sur une première expérience où nous avons utilisé $n = 4$ génotypes seulement. Ce nombre est peu important (HAYMAN; 1963), pour permettre de réaliser une décomposition appropriée, selon le modèle II, bien que l'échantillonnage satisfasse aux conditions de ce modèle. En réalité notre échantillonnage se rapproche davantage du type « mixte » puisque les génotypes sont choisis délibérément parmi un certain nombre de Luzernes cultivées ou connues et la fluctuction n'est aléatoire qu'à l'intérieur de ces génotypes. Il est donc indiqué de rattacher notre application numérique au modèle I.

Cependant, dans un but de généralisation, nous établirons l'aspect théorique de l'estimation des paramètres et de l'étude de la variation, comme nous allons le voir, dans le cas général, celui où les paramètres sont des variables aléatoires indépendantes.

33. *L'estimation des paramètres*

Pour estimer les paramètres vrais, nous nous plaçons donc dans le cas où les effets $\hat{m}$, $\hat{a}$, $\hat{b}$, $\hat{s}$, $\hat{r}$ sont considérés comme étant des variables aléatoires indépendantes, le modèle mathématique pour une donnée y_{ij} observée sur G_j en présence de G_i étant :

$$y_{ij} = \hat{m} + \hat{a_i} + \hat{b_j} + \hat{s_{ij}} + \hat{r_{ij}} + e_{ij}$$

avec $i, j = 1,2 \ldots, n$. Les valeurs estimées m, a, b, s, r de ces vraies variables nous permettent dans une première phase d'établir l'analyse de la variation. Ce sont celles qui rendent minimum la variance de l'erreur, c'est-à-dire l'expression :

$$\sum_i \sum_j (y_{ij} - \hat{m} - \hat{a}_i - \hat{b}_j - \hat{s}_{ij} - \hat{r}_{ij})^2$$

Nous avons déjà défini les effets s_{ij} et r_{ij} comme étant dus aux interactions biologiques des effets a et b, aptitudes moyennes. Nous pouvons donc, dans un premier temps entreprendre l'analyse de la variance en supposant que les effets sont purement additifs, sachant que si ces interactions existent, elles apparaissent par la suite en tant qu'effets résiduels, avec un certain degré de signification dans l'analyse statistique appropriée.

L'hypothèse de l'additivité des effets entraîne donc que les estimées a et b sont les solutions qui minimisent

$$\sum_i \sum_j (y_{ij} - \hat{m} - \hat{a}_i - \hat{b}_j)^2$$

nous pouvons ainsi trouver selon la méthode des moindres carrés, les solutions qui satisfont à cette condition.

Compte tenu du fait que dans le tableau 2 nous noterons :

$\sum_i \sum_j y_{ij} = Y_{..}$, *le total des* n^2 *observations*

$\sum_j y_{ij} = Y_{i.}$, *le total de la ligne relative à* G_i *compétiteur.*

$\sum_i y_{ij} = Y_{.j}$, *le total de la colonne relative à* G_j *producteur.*

Ces estimées sont celles qui vérifient le système d'équations normales suivantes extraites de ce tableau, pour l'ensemble des n^2 observations (1) et pour un génotype G_i donné selon qu'il est considéré comme compétiteur (2) ou producteur (3), avec $(i, j = 1, \ldots, n)$. Ce sont :

$$n^2 m + n(a_1 + \ldots + a_n) + n(b_1 + \ldots + b_n) = \sum_i \sum_j y_{ij} \qquad (1)$$

$$nm + na_i + (b_1 + \ldots + b_n) = \sum_j y_{ij} \qquad (2)$$

$$nm + nb_i + (a_1 + \ldots + a_n) = \sum_j y_{ji} \qquad (3)$$

L'extension de cette décomposition aux n génotypes considérés nous fournit au total un système comprenant $(2n + 1)$ équations pour $(2n + 1)$ inconnues. L'hypothèse que m représente l'effet moyen de l'ensemble des observations nous fournit des équations supplémentaires en imposant aux effets moyens les conditions suivantes :

$$\sum_i a_i = 0 \quad ; \qquad \sum_i b_i = 0 \qquad (i = 1, \ldots, n)$$

Ce qui nous conduit à écrire le système d'équations normales de la manière suivante :

$$n^2 m = \sum_i \sum_j y_{ij} = Y_{..} \qquad (1')$$

$$n(m + a_i) = \sum_j y_{ij} = Y_{i.} \qquad (2')$$

$$n(m + b_i) = \sum_j y_{ji} = Y_{.i} \qquad (3')$$

Ce qui permet de déterminer les estimées des effets moyens pour chaque génotype G_i, dans l'hypothèse de l'additivité de ces effets, soit :

$$m = \frac{1}{n^2} \sum_i \sum_j y_{ij} = \frac{1}{n^2} Y_{..}$$

$$a_i = \frac{1}{n} \sum_j y_{ij} - \frac{1}{n} \sum_i \sum_j y_{ij} = \frac{1}{n} Y_{i.} - \frac{1}{n^2} Y_{..}$$

$$b_i = \frac{1}{n} \sum_j y_{ij} - \frac{1}{n} \sum_i \sum_j y_{ij} = \frac{1}{n} Y_{.i} - \frac{1}{n^2} Y_{..}$$

L'introduction des équations relatives à tout autre génotype G_i permet de même d'obtenir les estimées des effets moyens de ce dernier, soit a_j et b_j. La comparaison entre génotypes des aptitudes devient donc réalisable puisque a_i, b_i, a_j et b_j constituent les paramètres impliqués dans une cellule de compétition $\{ G_i, G_j \}$. Il est du reste possible de calculer les estimées des différents effets d'interaction s_{ij} et r_{ij} propres à cette cellule, comme l'indique entre autres O. KEMPTHORNE (1952), avec *a priori* $s_{ij} \neq s_{ji}$ en valeurs absolues (asymétrie des a_i et b_i).

34. *Remarques*

Cette manière d'estimer les paramètres semble donc convenir *a priori* pour l'étude comparative de plusieurs génotypes soumis à l'épreuve de la compétition. En fait, elle présente sur le plan pratique des insuffisances qu'il est nécessaire de préciser, et qui sont inhérentes au fait que l'utilisation de ces estimées doit s'appuyer sur une connaissance de la variation.

a) L'analyse de la variation vise principalement, dans le modèle génétique à faire apparaître les différences entre génotypes parentaux. Dans le modèle choisi, les parents étant considérés théoriquement homozygotes, chacun d'eux peut être connu par une aptitude générale à la combinaison, qui présente la même propriété métrique selon que ce génotype intervienne en parent mâle ou en parent femelle. Il existe donc dans ce cas une symétrie des effets moyens pour les deux états parentaux chez un génotype : l'effet moyen ou aptitude générale à la combinaison peut alors être estimé (B. GRIFFING, 1956) par le terme moyen suivant :

$$g_i = \frac{1}{2n} \left\{ \sum_j y_{ij} + \sum_j y_{ji} \right\} - \frac{1}{n^2} \left\{ \sum_i \sum_j y_{ij} \right\}$$

Dans le cas de la compétition intergénotypique, les effets moyens a_i et b_i, c'est-à-dire respectivement l'aptitude moyenne à l'agressivité et l'aptitude moyenne à la compétition d'un génotype G_i, ne présentent pas, du point de vue de l'importance

biologique, la symétrie qui existe théoriquement dans le modèle génétique. Il est cependant aisé de noter que cette situation ne modifie pas la portée de la première étape de l'analyse de la variation. C'est donc en raison de cette asymétrie qu'il a été jugé opportun de considérer dans la décomposition du modèle mathématique, les paramètres a_i et b_i comme des aptitudes moyennes. Il faut penser que l'aptitude générale au vrai sens du terme, ou « *effet général moyen en compétition* » qui est l'aboutissement de toute l'analyse est de ce fait l'élément véritable de la comparaison des génotypes à étudier, et correspond à l'expression suivante :

$$\frac{1}{2}(a_i + b_i) = \frac{1}{2n}(Y_{i.} + Y_{.i}) - \frac{1}{n^2} Y_{..}$$

b) L'analyse de la variation de l'ensemble des résultats, conduite à la manière des croisements diallèles doit mettre en valeur, par des tests statistiques, l'importance des aptitudes aussi bien générales que spécifiques. L'hypothèse qui conditionne la décomposition du modèle mathématique et selon laquelle les paramètres a et b sont considérés comme des variables normales indépendantes n'est plus vérifiée par cette méthode d'estimation. Nous ne pouvons donc pas inclure les variables sous cette forme dans l'analyse de la fluctuation. Il sera par conséquent nécessaire d'introduire de nouvelles variables, les sommes et les différences des données réciproques afin de dégager l'interaction et maintenir la validité de cette hypothèse lors de l'étude de la variation.

IV. — ANALYSE DE LA VARIATION

1. — Considérations générales sur la complexité de la variation

Compte tenu de l'hypothèse de la décomposition de la compétition intergénotypique en effets moyens, la comparaison des observations élémentaires y_{ij} ne conduit qu'à un simple classement des différents génotypes soumis à l'étude, les différentes modalités étant la nature génotypique du compétiteur. Elle ne peut de ce fait, dégager les interférences biologiques entre concurrents, et dont nous admettons *a priori* l'existence au niveau de chaque cellule de compétition. C'est pour cela qu'il a été choisi d'analyser la variation à l'aide d'une méthode plus complète, qui a l'avantage de soumettre les différents effets moyens de la décomposition à une vérification de nature statistique. Cette analyse a déjà été établie par F. Yates (1947), puis B. Hayman (1954) etc., à propos des croisements diallèles. Il sera donc présenté dans ce qui suit l'essentiel de sa transposition à l'étude de la compétition entre génotypes. La méthode proposée consiste donc à dépasser l'étape de la comparaison des différentes modalités y_{ij} et caractériser, par les différences biologiques qu'il y a au niveau de chaque cellule de compétition, les causes qui influent sur le comportement d'un génotype de cette cellule. Il est donc nécessaire dans ce type d'analyse, de mettre tout spécialement l'accent sur la partition de la fluctuation au niveau de la cellule, aspect qui a une importance particulière pour le phénomène de la compétition.

La fluctuation générale attribuable à la compétition entre génotypes au niveau des n^2 observations est de nature complexe. En effet considérons trois génotypes

G_i, G_j, et G_h à titre d'exemple. Le génotype G_i se trouve en compétition avec G_j dans $\{ G_i, G_j \}$ et en compétition avec G_h dans $\{ G_i, G_h \}$. G_j et G_h étant de nature génotypique différente, le comportement de G_i varie *a priori* d'une cellule à l'autre. L'examen comparatif des résultats observés sur le concurrent G_i à partir de ces deux cellules ne peut être réalisé à l'aide d'une analyse de variance où on utiliserait les estimées des paramètres a_i et b_j de l'observation y_{ij}, sans être entachée d'erreur. En effet, dans une cellule $\{ G_i, G_j \}$ les paramètres a_i et b_j doivent être assimilés à des variables normales indépendantes pour satisfaire aux conditions de l'analyse. En fait, ils sont en relation linéaire dans le modèle mathématique et la possibilité d'existence de relation d'interaction dues aux interférences biologiques propres à cette cellule, comme nous l'avons indiqué lors de leur estimation, rend la connaissance de l'un des paramètres dépendante de celle de l'autre. Ces relations d'interaction sont celles qui caractérisent la fluctuation entre les deux cellules et la fluctuation dans chaque cellule.

Une méthode plus appropriée à cette étude est donc celle qui consiste dans un premier temps à considérer non pas la donnée élémentaire y_{ij} seulement, mais à reconstituer toute la cellule de compétition en groupant les deux données réciproques y_{ij} et y_{ji} conjointement à l'aide de variables intermédiaires qui satisfassent aux conditions nécessaires de l'analyse. Cela permet ainsi de faire ressortir tous les effets moyens impliqués dans les deux différentes cellules, indépendamment des interactions biologiques dues aux relations de spécificité entre concurrents.

Cet aspect doit être alors généralisé à l'ensemble des $n(n + 1)/2$ cellules de compétition lorsqu'il s'agit de n génotypes $\{ G_1, \ldots, G_n \}$. La variation générale totale qui caractérise les n^2 observations dans une expérience du type que nous avons décrit, qu'elle soit due aux facteurs biologiques supposés agir dans la compétition, ou à ceux de la fluctuation aléatoire, se trouve estimée par la somme :

$$\sum_{(i,\, j\, =\, 1,\, \ldots,\, n)} \sum_{j} y^2_{ij} - \left\{ \sum_{i} \sum_{j} y_{ij} \right\}^2 / n^2$$

L'esprit de l'analyse complète consiste donc à trouver la meilleure méthode qui mette en évidence à l'aide de variables intermédiaires choisies comme il sera exposé plus loin en fonction de la nature complexe de cette variation générale totale, les effets moyens $(a_1, \ldots, a_n)$ et $(b_1, \ldots, b_n)$ qui dépendent des diverses structures génétiques et de les faire apparaître sous forme d'effets principaux indépendamment de toute interaction biologique. Il devient alors possible malgré la complexité de la fluctuation totale, de situer l'importance du rôle joué par la nature de la structure génotypique du concurrent dans le phénomène de la compétition et d'assurer ainsi des caractéristiques valables par toute comparaison de génotypes mis à l'épreuve de la concurrence.

2. — Nécessité et utilisation des variables et paramètres intermédiaires

21. *Les variables et paramètres nouveaux*

Les considérations d'ordre général sur la nature complexe de la variation totale nécessitent ainsi l'introduction dans l'étude de cette variation, de nouvelles variables

et qui sont la somme et la différence pour chaque paire d'observations réciproques, c'est-à-dire toute l'information quantitative issue d'une même cellule de compétition. Ainsi pour la cellule $\{ G_i, G_j \}$ nous aurons les variables.

$$u_{ij} = y_{ij} + y_{ji} \qquad \text{et} \qquad v_{ij} = y_{ij} - y_{ji}.$$

Ce choix se justifie si on considère que dans le modèle purement additif, on peut, en regroupant les effets moyens par génotype, écrire ces variables sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} u_{ij} &= 2m + (a_i + b_i) + (a_j + b_j) + e'_{ij} \\ v_{ij} &= (a_i - b_i) - (a_j - b_j) + e''_{ij}. \end{aligned}$$

Il apparaît nettement que ces variables définissent ainsi pour les génotypes G_i et G_j de nouveaux paramètres que nous appellerons

$$c_i = a_i + b_i \qquad \text{et} \qquad d_i = a_i - b_i$$

et qui ont été déjà rencontrés sous une autre présentation dans ce texte. La variation théorique moyenne au niveau de la cellule de compétition peut alors être représentée par les moments d'ordre 2 suivants :

$$\begin{aligned} \mathrm{E}\{ u_{ij} - \mathrm{E}(u_{ij}) \}^2 &= \mathrm{E}(c_i)^2 + \mathrm{E}(c_j)^2 + \mathrm{E}(e'_{ij})^2 + 2\,\mathrm{E}(c_i,c_j) \\ \mathrm{E}\{ (v_{ij})^2 \} &= \mathrm{E}(d_i)^2 + \mathrm{E}(d_j)^2 + \mathrm{E}(e''_{ij})^2 - 2\,\mathrm{E}(d_i.d_j) \end{aligned} \qquad (4)$$

qui mettent en évidence et justifient l'introduction des variables intermédiaires, puisque les effets des nouveaux paramètres c_i et d_i se manifestent dans leur contribution à la variation générale comme des effets principaux, indépendamment de toute interaction. Les interactions biologiques qui dénotent, lorsqu'elles existent, la spécificité entre concurrents sont donc considérées statistiquement comme l'écart significatif par rapport à l'hypothèse de l'additivité pure et simple du modèle de la décomposition. Cet aspect sera repris et étendu à l'ensemble des cellules de compétition.

L'introduction des nouveaux paramètres c_i et d_i est donc d'une grande opportunité pour la construction de l'analyse, en effet :

211. — c_i est la somme de l'aptitude moyenne à l'agressivité et de l'aptitude moyenne à la compétition d'un même génotype G_i. Il a été déjà signalé que la quantité $1/2\ c_i = (a_i + b_i)/2$, qui est équivalente à une aptitude générale à la combinaison dans le domaine de la génétique quantitative, B. Griffing (1956), représente en raison de l'asymétrie qu'il y a par définition entre les a_i et b_i, *l'effet général moyen en compétition* du génotype G_i. Bien que ce paramètre ait été admis par N. F. Jensen et W. T. Federer (1965) comme représentant l'aptitude générale à la compétition, il faut penser qu'il en a la signification, mais pas rigoureusement la valeur.

L'analyse vise donc, en substituant ainsi les c_i aux a_i et b_i, à reconstituer pour chaque génotype G_i donné et à partir de toutes les cellules où il intervient, un effet général moyen en compétition qui est l'objet de la comparaison finale.

212. — d_i est la différence entre l'aptitude moyenne à l'agressivité et l'aptitude moyenne à la compétition d'un même génotype. Il n'est pas exclu de penser que cette différence définit et mesure à l'aide d'un terme moyen $1/2\ d_i = (a_i - b_i)/2$ la *sensi-*

bilité à la compétition du génotype considéré. Si on admet qu'il en est ainsi, il devient évident que les degrés de « sensibilité à la compétition » des concurrents qui se trouvent en présence dans une cellule, et *a fortiori* leur différence, influent directement sur le comportement de chacun des génotypes. Il est alors tout à fait normal que cette différence contribue à caractériser la fluctuation imputable à la compétition dans chaque cellule.

22. *Estimation des nouveaux paramètres*

Pour des raisons de symétrie, les variables intermédiaires sommes et différences ont été présentées dans le même tableau 4. Les entrées gardent la même désignation que pour le tableau 2 dont il dérive. Les variables sommes u_{ij} figurent au-dessus de la diagonale principale et les différences v_{ij} au-dessous. Celles qui correspondent aux cellules pures $\{ G_i, G_i \}$ et dont il faudra tenir compte dans certains calculs qui suivent, figurent virtuellement sur cette diagonale et ont pour expression $u_{ii} = 2\, y_{ii}$ et $v_{ii} = 0$. Nous allons, étant donné cette disposition, établir l'estimation des nouveaux paramètres et des éléments qui seront par la suite utilisés pour la construction de l'analyse de la variation.

221. *Les variables sommes*

Le tableau 4 indique que la moyenne m' des u_{ij} peut être obtenue à l'aide des expressions équivalentes suivantes :

$$m' = \left\{ \sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_{j} u_{ij} \right\} \frac{2}{n\,(n-1)} = \left\{ \sum_{\substack{i \\ (i<j;\, i=j;\, i>j)}} \sum_{j} u_{ij} \right\} \cdot \frac{1}{n^2} = \left\{ \sum_{i} \sum_{j} y_{ij} \right\} \cdot \frac{2}{n^2} = 2m$$

Le tableau 4 montre aussi qu'il peut être attaché à chaque génotype G_i une nouvelle variable U_i qui est le total marginal de toutes les quantités u_{ij} (ligne et colonne G_i) où ce génotype intervient comme compétiteur et comme producteur. U_i correspond ainsi à la somme de toutes les cellules de compétition où G_i intervient sous ces deux aspects à la fois. Ce total s'écrit selon l'équation normale suivante :

$$U_i = u_{1i} + u_{2i} + \ldots + u_{hi} + u_{ii} + u_{ij} + \ldots + u_{in} \qquad (5)$$

c'est-à-dire

$$\begin{aligned} U_i &= (y_{i1} + y_{1i}) + \cdots + 2\, y_{ii} + \cdots + (y_{in} + y_{ni}) \\ &= \sum_j y_{ij} + \sum_j y_{ji} = Y_{i.} + Y_{.} \end{aligned} \qquad (5')$$

D'autre part si dans

$$u_{ij} = 2\, m + c_i + c_j + e'_{ij} \qquad (6)$$

les termes en e_{ij} sont supposés négligeables pour alléger les calculs, le total U_i s'écrit :

$$U_i = 2\, nm + nc_i + \sum_i c_i \qquad (5'')$$

la condition que $\Sigma c_i = 0$ permet alors d'écrire l'estimation du paramètre c_i pour le génotype G_i :

$$\begin{aligned} c_i = \frac{1}{n} U_i - 2\, m &= (Y_{i.} + Y_{.i}) \frac{1}{n} - \frac{2}{n^2} \left\{ \sum_i \sum_j y_{ij} \right\} \\ &= (Y_{i.} + Y_{.i}) \frac{1}{n} - \frac{2}{n^2} Y_{..} \end{aligned}$$

Une autre méthode consiste à utiliser la somme des équations normales (2′) et (3′) du paragraphe précédent et la comparer à (5′), soit :

$$n\,(m + a_i) = Y_{i.}$$
$$n\,(m + b_i) = Y_{.i}$$

ce qui donne

$$Y_{i.} + Y_{.i} = n\,c_i + 2\,n\,m = U_i$$

TABLEAU 4

Variables intermédiaires sommes $u_{ij} = y_{ij} + y_{ji}$ *au-dessus de la diagonale principale et différences* $v_{ij} = y_{ij} - y_{ji}$ *au-dessous, ainsi que* U_i *et* V_i*, sommes marginales respectives*

(1)→ / (2)↓	G_1	G_2	G_3	....	G_i	G_j	.....	G_n	U_i
G_1		u_{12}	u_{13}	....	u_{1i}	u_{1j}	.....	u_{1n}	U_1
G_2	v_{21}		u_{23}	....	u_{2i}	u_{2j}	.....	u_{2n}	U_2
G_3	v_{31}	v_{32}		....	u_{3i}	u_{3j}	.....	u_{3n}	U_3
	.	.	.		.	.			.
.	.	.	.		.	.			.
.	.	.	.		.	.			.
.	.	.	.		.	.			.
	.	.	.		.	.			.
G_i	v_{i1}	v_{i2}	v_{i3}	.....		u_{ij}	....	u_{in}	U_i
G_j	v_{j1}	v_{j2}	v_{j3}	. ...	v_{ji}		....	u_{jn}	U_j
.	.	.	.						
.	.	.	.						.
	.	.	.						.
.	.	.	.						.
G_n	v_{n1}	v_{n2}	v_{n3}	...	v_{ni}	v_{nj}	....		U_n
	V_1	V_2	V_3.	....	V_i	V_j	.....	V_n	$2Y_{..}$

(1) producteur.
(2) compétiteur.

222. *Les variables différences*

La méthode d'estimation des paramètres d_i est similaire à celle des c_i sinon plus simple du fait que la variable intermédiaire v_{ij} est réduite. Là aussi, le tableau 4 montre qu'un génotype G_i peut être caractérisé par une variable V_i somme marginale relative aux données quantitatives de cellules où G_i intervient aussi bien comme producteur que comme compétiteur. Pour conserver l'homogénéité des formules, V_i s'obtient en soustrayant la colonne (G_i producteur) de la ligne (G_i compétiteur).

Ainsi l'équation normale :

$$V_i = v_{i1} + v_{i2} + \ldots + v_{ih} - v_{ji} - v_{ki} \ldots - v_{ni} \qquad (7)$$

qui peut s'écrire :

$$V_i = (y_{i1} - y_{1i}) + \ldots + (y_{ij} - y_{ji}) + \ldots + (y_{in} - y_{ni})$$
$$= \sum_j y_{ij} - \sum_j y_{ji} = Y_{i.} - Y_{.i}$$

comme $v_{ii} = 0$, on peut écrire que

$$V_i = (n - 1)\, d_i - \sum_i d_i$$

soit, si on admet la condition $\sum_i d_i = 0$ pour $i = 1,\ldots, n$

$$d_i = \frac{1}{n} V_i = \frac{1}{n} (Y_{i.} - Y_{.i})$$

l'estimation des d_i peut également être déduite par différence à partir de (2') et (3').

23. *Utilisation des nouveaux paramètres*

L'introduction des nouveaux paramètres est d'une grande utilité pour l'analyse car, outre le fait qu'elle rend possible l'analyse proprement dite, elle a l'avantage, en tenant compte de la totalité de la cellule de compétition, de considérer ainsi le phénomène de la compétition comme l'intégration de tous les effets moyens qui peuvent être mis en cause à ce niveau. Il est donc important, sur le plan pratique de situer les paramètres c_i et d_i relativement à l'ensemble des données en vue de leur utilisation dans la construction de l'analyse.

L'hypothèse de base, qui est celle de l'additivité, doit être théoriquement étendue à l'aide des paramètres c_i et d_i aux variables intermédiaires u_{ij} et v_{ij} dont l'expression est alors un modèle additif. Les c_i et les d_i sont, comme il a été vu, estimés par les sommes marginales U_i et V_i et la correspondance entre ces dernières et les variables intermédiaires sont les suivantes ; pour les u_{ij} on a

$$2 \sum_i \sum_j y_{ij} = 2\, Y_{..} = \sum_i U_i$$
$$= \sum_i \sum_j u_{ij} = 2 \left\{ \sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_j u_{ij} + \sum_{\substack{i \\ (i=j)}} \sum_j y_{ij} \right\}$$
$$(i < j\,;\ i = j\,;\ i > j)$$

et pour les v_{ij} on a :

$$\sum_i V_i = \sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_j v_{ij} = 0$$

L'extension des équations aux espérances mathématiques en (4) à l'ensemble des $n(n + 1)/2$ cellules de compétition considérées et les relations théoriques que nous venons d'établir et qui lient d'une part les c_i et d_i aux U_i et V_i et d'autre part les U_i et V_i aux u_{ij} et v_{ij} entraînent que :

— Lorsqu'un écart réel par rapport à l'hypothèse de base existe, il apparaît indépendamment comme une interaction au niveau des u_{ij} et v_{ij} et peut être estimé par ces dernières.

— La variation des aptitudes moyennes demeure toujours estimée par les U_i et les V_i et se dégage comme un effet principal.

— La variation de toute interaction biologique correspond à celle de cet écart réel et est comprise dans la variation des u_{ij} et des v_{ij} ; c'est donc un terme résiduel par rapport au précédent.

En conclusion, il ressort donc de tout cela que le modèle additif convient à l'étude de la variation générale due à la compétition qui doit alors être réalisée d'une manière fragmentaire, en deux parties, c'est-à-dire :

a) L'étude de la fluctuation entre les $n(n + 1)/2$ cellules à l'aide de la variable intermédiaire somme u_{ij}, partie où il pourra être mis en évidence les sources suivantes :

— un effet général moyen, considéré comme l'effet principal ;

— une aptitude spécifique, ou terme résiduel.

b) L'étude de la fluctuation dans les cellules de compétition à l'aide de la variable intermédiaire différence v_{ij}, où il sera dégagé :

— un effet principal « différences intra-cellules » ;

— un terme résiduel ou différences réciproques.

3. — Construction de l'analyse de la variation due a la compétition

La variation générale totale

$$\sum_i \sum_j y^2_{ij} - \frac{1}{n^2} \left\{ \sum_i \sum_j y_{ij} \right\}^2 \text{ a } n^2 - 1 \text{ degrés de liberté}$$

comporte la variation générale due à la compétition et la variation de toutes les causes incontrôlées. L'intérêt de l'analyse étant la comparaison au niveau des données élémentaires y_{ij}, la méthode qui consiste à réaliser cette analyse à l'aide des variables intermédiaires nécessite donc la correction des résultats que nous allons obtenir par $1/2$ afin de se ramener à ce niveau pour établir le tableau final. Nous allons donc procéder à l'étude fragmentaire de cette analyse, en estimant les sommes des carrés qui lui sont nécessaires.

On suppose donc que dans cette variation générale totale on attribue la même erreur expérimentale à toutes les cellules, qu'elles soient pures ou composées.

31. *Estimation de la variation entre cellules*

La variation entre les n $(n + 1)/2$ cellules est estimée en considérant d'abord la variation entre les $n(n - 1)/2$ cellules composées ou couples de données réciproques et où peut exister une interaction biologique, les n cellules pures étant introduites par la suite.

Elle est estimée par la somme des carrés des variables u_{ij}, qui se trouve ramenée au niveau des y_{ij} :

$$S = \frac{1}{2} \left\{ \sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_{\substack{j \\ (i<j)}} u_{ij}{}^2 - \left(\sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_{\substack{j \\ (i<j)}} u_{ij} \right)^2 \frac{2}{n(n-1)} \right\}$$

comme nous avons par ailleurs

$$\sum_i \sum_j y_{ij} = \sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_j u_{ij} + \sum_{\substack{i \\ (i=j)}} \sum_j y_{ij}$$

$$S = \frac{1}{2}\left(\sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_j u^2{}_{ij}\right) - \frac{1}{n^2}\left(\sum_i \sum_j y_{ji}\right)^2$$

$$S = \frac{1}{2}\left(\sum_{\substack{i \\ (i<j)}} \sum_j u_{ij}^2\right) - \frac{Y_{..}^2}{n^2}$$

cette somme des carrés se répartit entre les sources de variation suivantes :

311. *Effet général moyen ou effet principal.*

Il est estimé par le paramètre c_i dont nous avons donné la signification. C'est une variable réduite telle que $\sum_i c_i = 0$ et dont l'estimation est :

$$c_i = \frac{1}{n}\left\{U_i - \frac{1}{n}\left(\sum_i U_i\right)\right\}$$

La somme des carrés des écarts qui conduit à l'estimation de la variance de cet effet pour n génotypes est obtenue, au niveau de y_{ij} par :

$$S_1 = \frac{1}{2}\sum_i (c_i)^2 = \frac{1}{2n}\sum_i \left\{ U_i - \frac{1}{n}\left(\sum_i U_i\right)\right\}^2$$

comme par ailleurs nous avons les égalités, pour $(i = 1, \ldots, n)$:

$$\sum_i U_i = \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i}) = 2\, Y_{..}$$

nous pouvons écrire :

$$S_1 = \frac{1}{2n}\left\{ \sum_i U_i^2 + \frac{1}{n^2}\sum_i \left(\sum_i U_i\right)^2 - \frac{4}{n} Y_{..} \sum_i U_i \right\}$$

soit tout calcul fait :

$$S_1 = \frac{1}{2n}\sum_i U_i^2 - \frac{2}{n^2} Y_{..}^2$$

qui est la somme des carrés des écarts pour cet effet, avec $(n - 1)$ degrés de liberté.

312. *Terme résiduel de cette fluctuation.*

La somme des carrés relative aux effets d'interaction biologique au niveau des $n(n-1)/2$ paires de données réciproques conduit à l'estimation de la variation imputable à l'aptitude spécifique à la compétition, que nous avons désignée par s_{ij} pour $i \neq j$. Elle est donc obtenue par différence, au niveau de comparaison des y_{ij} :

$$S_2 = S - S_1 = \frac{1}{2}\left\{ \sum_{\substack{i \\ (i>j)}} \sum_j u_{ij} - \frac{1}{n}\sum_i U_i^2 + 2\sum_{\substack{i \\ (i=j)}} \sum_j y_{ij}^2 + \frac{2}{n^2} Y_{..}^2 \right\}$$

où il est tenu compte de la somme des carrés pour les génotypes en compétition avec eux-mêmes pour équilibrer l'analyse. C'est donc, pour $n(n-1)/2$ degrés de liberté

$$S_2 = \frac{1}{2}\sum_i \sum_j u_{ij}^2 - \frac{1}{2n}\sum_i U_i^2 + \sum_i \sum y_{ij}^2 + \frac{Y_{..}^2}{n^2}$$
$$(i<j) \qquad\qquad (i=j)$$

Cette somme des carrés peut être d'ailleurs obtenue autrement ; en effet si on tient compte de

$$Y_{..} = \sum_i \sum_j u_{ij} = 2\left\{\sum_i \sum_j u_{ij} + \sum_i \sum_j y_{ij}\right\}$$
$$(i<j;\ i=j;\ i>j) \quad (i<j) \qquad (i=j)$$

on a alors

$$S_2 = \frac{1}{4}\sum_i \sum_j u_{ij}^2 - \frac{1}{2n}\sum_i U_i + \frac{Y_{..}^2}{n^2}$$
$$(i<j\ ;\ i=j\ ;\ i>j)$$

avec le même nombre de degrés de liberté.

32. *Estimation de la variation dans les cellules de compétition*

L'estimation de la variation due aux différences à l'intérieur des cellules de compétition $\{G_i, G_j\}$ utilise là aussi les $n(n-1)/2$ couples d'observations réciproques, la méthode étant semblable à celle de la fluctuation précédente. Nous utilisons donc la variable intermédiaire réduite v_{ij}, en ramenant la comparaison au niveau de la donnée élémentaire y_{ij} :

La somme des carrés totale pour cette fluctuation est estimée par

$$S' = \frac{1}{2}\left\{\sum_i \sum_j v_{ij}{}^2\right\}$$

avec $n(n-1)/2$ d. d. l. et comprend

321. *L'effet principal « différences intra-cellule ».*

Cet effet est estimé comme une différence moyenne à l'aide du paramètre d_i tel que

$$\sum_i d_i = 0 \text{ et } d_i = \frac{V_i}{n}$$

La somme des carrés des écarts qui conduit à l'estimation de sa variance pour n génotypes est obtenue par

$$S_3 = \frac{1}{2}\sum_i (d_i)^2 = \frac{1}{2n}\sum_i V_i^2$$

avec $(n-1)$ degrés de liberté.

322. *Somme des carrés du terme résiduel.*

Cette somme se trouve donc estimée par différence

$$S_4 = S' - S_3 = \frac{1}{2}\sum_i \sum_j v_{ij}^2 - \frac{1}{2n}\sum_i V_i^2$$

le nombre de degrés de liberté correspondant est obtenu aussi par différence et se met sous la forme de produit de facteurs $1/2(n - 1)(n - 2)$.

33. *Tableau d'analyse de la variation — Conclusions*

L'analyse est donc de nouveau ramenée au niveau des n^2 observations expérimentales y_{ij} à partir de l'étude fragmentaire précédente, compte tenu des significations données aux c_i, d_i, u_{ij}, v_{ij}, U_i et V_i d'une part et des sommes des carrés obtenues par leur intermédiaire. Le tableau d'analyse de la variation générale en fonction des

TABLEAU 5

Tableau d'analyse de la variation

Sources de variation	Somme des carrés	d. d ; liberté
Effet α	$\left\{ \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 \right\} /2n - \frac{2}{n^2} Y_{..}^2$	$(n - 1)$
Effet β	$\left\{ \sum_i \sum_j (y_{ij} + y_{ji})^2 \right\} 1/2 - \left\{ \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 \right\} 1/2n + \sum_{\substack{i \\ (i=j)}} \sum_j y_{ji}^2 + \frac{Y_{..}^2}{n^2}$	$\frac{n(n-1)}{2}$
Effet γ	$\sum_i (Y_{i.} - Y_{.i})^2 \Big\} /2n$	$(n - 1)$
Effet δ	$\sum_i \sum_j (y_{ij} - y_{ji})^2/2 - \left\{ \sum_i (Y_{i.} - Y_{.i})^2 \right\} /2n$	$\frac{(n-1)(n-2)}{2}$
Générale totale	$\sum_i \sum_j y_{ij}^2 - \frac{1}{n^2} \left\{ \sum_i \sum_j y_{ij} \right\}^2$	$(n^2 - 1)$

y_{ij}, comme l'indique le tableau 5 donne alors les carrés moyens des écarts pour les effets décrits. Ainsi :

α : Effet général moyen en compétition
β : Aptitude spécifique à la compétition
γ : Effet de la différence « intra-cellule »
δ : Effet de réciprocité entre concurrents.

Il faut remarquer que les pour raisons exposées, S_2 s'obtient aussi par :

$$\sum_i \sum_j (y_{ij} + y_{ji})/4 - \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2/2n + \frac{\mathbf{Y}^2}{n^2}$$

$(i < j\ ;\ i = j\ ;\ i > j)$

Le but essentiel de l'analyse étant de décomposer selon les effets moyens la donnée quantitative qui est l'image du comportement d'un génotype soumis à l'épreuve de la concurrence selon notre modèle, c'est donc l'estimation des para-

mètres a_i et b_i et de leur variation qui constitue la meilleure connaissance des génotypes $\{ G_i, ..., G_n \}$ pour leurs différentes aptitudes moyennes en matière de compétition.

Les paramètres c_i et d_i ont l'avantage de satisfaire aux conditions de l'analyse. C'est pourquoi, dans la comparaison des a_i et b_i il est indiqué d'estimer en premier lieu les variances des c_i et d_i qui comportent ainsi une seule source d'erreur, soit la fluctuation entre cellules, soit dans les cellules, respectivement. Les estimées des a_i et b_i peuvent alors en être déduites par somme et différence.

34. *Aspects pratiques de l'analyse de la variation*

Les différents effets moyens, dont nous venons de supposer l'existence au niveau de la cellule de compétition peuvent être mis en évidence à l'aide d'un ensemble de n^2 observations expérimentales et par une série de tests statistiques qui tiennent compte à la fois du modèle d'analyse, de la nature de l'échantillonnage et de l'expérimentation. Nous allons préciser l'essentiel de ces conditions d'application.

341. *Expérience sans répétition.*

Lorsqu'il s'agit d'une expérience sans répétition, la méthode consiste à tester la nullité de l'hypothèse qu'un effet α ou β ou γ existe en construisant un test F où le carré moyen relatif à l'effet δ est utilisé comme variance de l'erreur aléatoire commune; ainsi par exemple :

$$F_\beta = \left(\frac{S_2}{S_4}\right) \cdot \left(\frac{(n-2)}{n}\right)$$

342. *Expérience avec répétition.*

L'analyse du phénomène de la compétition intergénotypique à l'aide de notre modèle expérimental devient plus efficace avec l'emploi de répétitions. Le procédé le plus simple consiste à disposer en bloc complet au hasard les $n(n+1)/2$ parcelles ou cellules, répétées k fois.

La donnée élémentaire obtenue à partir de chaque demi-cellule est la variable y_{ijk} que nous avons déjà rencontrée. Une première analyse comparative des y_{ijk} peut être réalisée pour justifier l'utilisation de l'analyse complète. Si les différents traitements correspondent aux différences entre les natures génotypiques des voisins, c'est-à-dire vraisemblablement aux différences entre aptitudes, la variation générale totale est répartie ainsi :

Sources	d. d. l.
Totale	$kn^2 - 1$
Blocs	$k - 1$
Traitements	$n^2 - 1$
Erreur	$(k - 1)(n^2 - 1)$

L'analyse complète consiste donc à décomposer l'effet compétition ou nature génotypique du voisin et mettre de cette façon en évidence la part de la variation qui revient aux différents effets moyens. Il est évident que cette décomposition dépend

comme il a été déjà annoncé, de la nature des différents paramètres selon qu'ils se rattachent au Modèle I ou au Modèle II d'analyse.

Par ailleurs, remaquons que la méthode de prélèvement des échantillons dans les cellules de compétition, qu'elles soient pures ou composées, permettent d'attribuer à l'observation élémentaire, la même erreur expérimentale. Nous aurons donc les deux éventualités :

a) Dans le cas du modèle I, les paramètres (a_i, b_i), s_{ij} et r_{ij} sont considérés comme des variables fixes. La mise en évidence de chacun d'eux peut être réalisée au moyen d'un test F où chaque carré moyen du tableau 5 est comparé à l'erreur due au hasard commune à toutes les répétitions ; ainsi par exemple, si E est le terme résiduel :

$$F_\alpha = \left(\frac{S_1}{E}\right) (k - 1)\ (n + 1)$$

b) Dans le cas du modèle II, où les mêmes paramètres cités sont considérés comme des variables normales indépendantes, l'erreur aléatoire obtenue sous forme de terme résiduel de la variation totale comprend en réalité :

— l'erreur aléatoire proprement dite, source incontrôlée de variation ;

— toutes les interactions statistiques du type « $\alpha \times$ Blocs », « $\beta \times$ Blocs », etc.

Si on admet qu'un effet moyen donné est distribué normalement dans les blocs autour de sa moyenne générale dans l'essai, on peut estimer la somme des carrés de son interaction statistique avec les blocs ; ainsi pour l'effet γ on a, avec $(n - 1)(k - 1)$ degrés de liberté :

$$\sum_k \left\{ \sum_i (Y_{i.k} - Y_{.ik})^2 / 2n \right\} - \left\{ \sum_k \sum_i (Y_{i.k} - Y_{.ik}) \right\}^2 / 2nk \ \ldots\ldots \text{etc.}$$

On peut donc construire un test F où chacun des effets est testé à l'aide d'une variance de l'erreur qui lui est propre. Ce test est approximatif pour l'effet α (Griffing, 1956), mais est rigoureux pour les autres effets. Nous aurons par exemple :

$$F_\alpha = \frac{S_1/(n-1)}{\text{« } \alpha \times \text{Blocs »}/(k-1)\ (n-1)}$$

Cependant, les interactions statistiques des différents effets avec les blocs peuvent être comparables. Une autre méthode consiste donc à vérifier l'homogénéité de ces différentes variances d'erreur à l'aide d'un critère de Bartlett et, dans un cas favorable, établir une variance d'erreur moyenne qui servira à tester séparément tous les effets. Nous retrouvons alors dans ce cas la même construction du test F que pour le Modèle I.

L'analyse selon le Modèle I est illustrée par un exemple numérique.

V. — APPLICATION A L'ÉTUDE D'UN EXEMPLE NUMÉRIQUE

Ces considérations théoriques sur l'analyse de la compétition entre génotypes selon notre modèle expérimental, nous a permis d'analyser chez la Luzerne de nombreux caractères parmi ceux que nous avons observés dans l'expérience commentée dans l'introduction. Il sera donc présenté ici, à titre d'exemple, l'étude du nombre d'inflorescences moyen ; l'interprétation des autres caractères pourra être décrite ultérieurement.

Le caractère retenu est donc, chez la Luzerne, le nombre total sur une plante des inflorescences ayant au moins une fleur ouverte. Le choix et la présentation de ce caractère se justifie d'autant plus que les interférences biologiques entre génotypes qui y sont décrites, sont à l'image de la plupart des caractères étudiés dans cet essai. Celui-ci comporte $n = 4$ génotypes appelés C, S, H et M, disposés selon notre modèle expérimental (1), en bloc complet au hasard (distance sur la ligne 1 cm, entre les lignes 25 cm), à $k = 4$ répétitions. Afin de rendre les comparaisons plus correctes, nous avons amélioré l'homogénéité des variances des traitements en appliquant la transformation de $\log_{10}(x + 1)$ au nombre d'inflorescences par plante.

Cette expérience se rattache par l'échantillonnage au modèle mixte, mais se situe dans le modèle I à cause du nombre peu élevé de génotypes utilisés. Cependant, nous avons préféré la considérer comme appartenant au Modèle I simplement pour illustrer la méthode générale.

Nous avons adopté la présentation de B. HAYMAN (1954- *a*) pour le tableau 6 où figurent les données groupées pour les 4 répétitions à la fois. Nous avons de même porté sur ce tableau les sommes marginales ainsi que les variables $U_{ik} = Y_{i.k} + Y_{.ik}$ et V_{ik}, toujours pour les 4 répétitions à la fois.

Dans le tableau 7, il y a les variables intermédiaires u_{ijk} (partie supérieure) et v_{ijk}, pour les 4 répétitions ensemble.

Les tableaux 6 et 7 permettent de calculer les carrés élémentaires suivants :

$$s_1 = \sum_i \left\{ \sum_k (Y_{i.k} + Y_{.ik}) \right\}^2 / 2nk = 37{,}5321$$

$$s_2 = \sum_i \sum_j \left\{ \sum_k (y_{ijk} + y_{jik}) \right\}^2 / 2k = 12{,}2968 \qquad (i < j)$$

$$s_3 = \sum_i \left\{ \sum_k (Y_{i.k} - {}_{.ik}Y) \right\}^2 / 2kn = 0{,}7737$$

$$s_4 = \sum_i \sum_j \left\{ \sum_k (y_{ijk} - y_{jik}) \right\}^2 / 2k = 0{,}7934$$

$$s_5 = \left\{ \sum_k Y_{..k} \right\}^2 / kn^2 = 18{,}5489$$

$$s_6 = \sum_i \sum_j \left\{ \sum_k y_{ijk} \right\}^2 / k = 7{,}4094 \qquad (i = j)$$

$$s_7 = \sum_i \sum_j \left\{ \sum_k y_{ijk} \right\}^2 1/k = 20{,}4999$$

qui conduisent à établir les sommes des carrés de l'analyse de la variation

$$S_1 = s_1 - 2s_5 = 0{,}4343$$
$$S_2 = s_2 - s_1 + s_5 + s_6 = 0{,}7233$$
$$S_3 = s_3 = 0{,}7737$$
$$S_4 = s_4 - s_3 = 0{,}0197$$

(1) L'expérimentation est décrite en détail dans : N. CHALBI, La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne, *Ann. Amélior. Plantes*, 1967, **17** (1), 67-82.

TABLEAU 6

$Log_{10}(x + 1)$ du nombre moyen d'inflorescences exprimé en données élémentaires pour l'ensemble des blocs telles que $\sum_k y_{ijk}$.

	C	H	M	S	$\sum_k Y_{i.k}$
C	3,493 7	1,128 3	2,575 8	1,865 0	9,062 8
H	2,517 2	1,373 4	2,234 8	2,925 7	9,051 1
M	2,020 7	0,782 5	2,721 0	1,441 4	6,965 6
S	2,080 6	1,974 8	2,466 5	2,853 4	9,375 3
$\sum_k Y_{.ik}$	10,112 2	5,259 0	9,998 1	9,085 5	34,454 8
$\sum_k (Y_{i.k} + Y_{.ik})$	19,175 0	14,310 1	16,963 7	18,460 8	68,909 6
$\sum_k (Y_{i.k} - Y_{.ik})$	— 1,049 4	3,792 1	— 3,032 5	0,289 8	0

TABLEAU 7

Variables intermédiaires sommes et différences pour le nombre moyen d'inflorescences en $log_{10}(x + 1)$

$(y_{ijk} + y_{jik})$	C	H	M	S
C		3,645 5	4,596 5	3,945 6
H			3,017 3	4,900 5
M				3,907 9
S				
$(y_{ijk} - y_{jik})$				
C		— 1,388 9	0,555 1	— 0,215 6
H			1,452 3	0,950 9
M				— 1,025 1
S				

l'un de ces éléments, S_2 par exemple, pouvant être obtenu par différence avec s_7.

Des tableaux analogues aux tableaux 6 et 7 ont été établis pour chaque bloc séparément pour obtenir les sommes des carrés relatives à chaque répétition. Nous nous limitons à en présenter les résultats essentiels dans le tableau 8 qui comporte en plus les sommes des carrés pour les blocs pris ensemble.

TABLEAU 8

Sommes des carrés des différents effets pour le nombre moyen d'inflorescences transformé

Sources	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	Bloc 4	$\left\{\sum_k \text{blocs}\right\}^2/k$
Effet α	0,128 9	0,168 3	0,038 4	0,182 8	0,434 3
Effet β	0,334 7	0,146 8	0,290 1	0,257 5	0,723 3
Effet γ	0,170 2	0,122 3	0,175 6	0,383 6	0,773 7
Effet δ	0,019 4	0,035 1	0,069 5	0,025 1	0,019 7
Total des effets	0,653 2	0,472 5	0,573 6	0,849 0	1,951 0
Générale totale s_7	5,953 3	4,779 3	4,963 4	5,432 8	20,499 9
Terme correctif s_5	5,300 1	4,306 8	4,389 8	4,583 8	18,548 9

La construction de l'analyse définitive s'obtient aisément en comparant à chaque niveau du tableau 8 les colonnes des différents blocs à celle des blocs pris ensemble ; ainsi, la comparaison :

— au niveau de chaque effet, α, β, etc. fournit la somme des carrés pour l'erreur de cet effet (erreur aléatoire + interaction statistique de cet effet avec le milieu) ;

— au niveau du total des effets fournit la somme des carrés pour une erreur moyenne commune à tous les effets ;

— au niveau du terme correctif s_5 permet la mise en évidence de l'effet bloc ;

— au niveau de la variation générale totale s_7, fournit la somme des carrés qui, diminuée de l'effet bloc, conduit à l'erreur moyenne commune, dans une analyse du type modèle I.

L'ensemble de ces résultats se trouve résumé dans le tableau 9 d'analyse de la variation. Ce tableau montre que les erreurs pour les différents effets moyens α, β, γ et δ ne diffèrent pas de manière remarquable, comme le confirme le test de Bartlett pour l'homogénéité des différentes variances, dont le χ^2 corrigé pour $v = 4$ variances est :

$$\chi_c^2\ (3.\ \text{d d. 1}) = \chi^2 / \left\{ 1 + \frac{1}{3(v-1)} \left(\sum_v \frac{1}{n_i} - \frac{1}{\sum_v n_i} \right) \right\} = 2{,}65$$

On peut donc adopter l'erreur commune moyenne 0,013 2 à 45 degrés de liberté pour mettre en évidence les différents effets, à l'aide du test F dont les valeurs théoriques au seuil de 0.05 figurent à côté des rapports réels.

L'examen de la comparaison des variances indique qu'il n'y a aucune variation importante du milieu au niveau des blocs. Il y a par contre des différences très importantes au niveau des effets, ce qui entraîne les conclusions suivantes pour cette expérience :

TABLEAU 9

Analyse de la variance pour le nombre moyen d'inflorescences transformé

Sources de variation	S. des carrés	d. d. l.	Carrés moyens	F calculé	F théorique (0,05)
α Effet général moy..	0,434 3	3	0,144 7	10,96	2,82
β Apti. spécifique....	0,723 3	6	0,120 5	9,12	2,31
γ Diff. intra-cellule ..	0,773 7	3	0,257 9	19,68	2,82
δ Diff. réciproques ..	0,019 7	3	0,006 5	< 1	N. S.
Total des effets	1,951 0	15	0,130 0		
Blocs.....	0,031 6	3	0,010 2	< 1	
Blocs $\times \alpha$	0,084 1	9	0,009 3		
Blocs $\times \beta$.....	0,305 8	18	0,016 9		
Blocs $\times \gamma$	0,078 0	9	0,008 6		
Blocs $\times \delta$.....	0,129 4	9	0,014 3		
Erreur	0,597 3	45	0,013 2		

a) Il existe des différences significatives au niveau de l'effet général moyen α. Compte tenu des définitions données aux paramètres a_i et b_i et des hypothèses limitantes qui leur ont été imposées tout au long de ce travail, les différences significatives sont, à ce niveau, celles qui existent entre certaines aptitudes moyennes à l'agressivité et entre certaines aptitudes moyennes à la compétition. Ceci constitue donc *a fortiori* une indication sur les différences significatives qui existent entre les structures génotypiques utilisées C, S, H et M et leur comportement général vis-à-vis du phénomène de la compétition entre génotypes.

b) La signification au niveau de l'effet β met en évidence l'existence d'une aptitude spécifique à la compétition. Il semble ainsi que pour certaines cellules, l'effet de la compétition dépend des structures génétiques qui se trouvent en concurrence et agit vraisemblablement sur celles-ci selon une loi qui est particulière à cette association.

c) L'effet γ est de loin le plus significatif. Ceci indique qu'il y a des différences très importantes dans les cellules. Sans faire d'hypothèse sur sa signification biologique profonde, on a émis l'idée que la différence $d_i = (a_i - b_i)$ représentait la sensibilité à l'effet de la compétition pour G_i. On pourrait alors estimer qu'il existe des différences importantes entre les degrés de sensibilité des concurrents dans certaines cellules, et que ces différences agissent en orientant le comportement de ces concurrents dans ce phénomène.

d) Ces différences ne semblent avoir d'importance que pour les concurrents en présence dans une même cellule, comme le montre le rapport des variances pour l'effet δ.

L'étude de cet exemple numérique pourrait être complétée par une comparaison au niveau des différents paramètres a_i, b_i, c_i et d_i. Cependant cela présente un intérêt relatif à cause du petit nombre de génotypes utilisés. Un exemple à 8 génotypes, actuellement en cours de dépouillement pourrait être présenté ultérieurement.

VI. — CONCLUSION

Devant l'intérêt limité que présentent les comparaisons classiques, nous avons entrepris tout au long de ce travail, de mettre au point, grâce à une revue bibliographique, une méthode qui vise à trouver le modèle mathématique adéquat dont le but serait de permettre le contrôle quantitatif du comportement d'un génotype placé dans le champ d'action d'un compétiteur.

Il nous a fallu pour cela admettre certaines hypothèses dont la plus importante est celle de la décomposition quantitative de l'effet global de la compétition en des effets moyens qui sont l'aptitude moyenne à l'agressivité et l'aptitude moyenne à la compétition. Comme chaque concurrent est intégré et étudié dans le contexte de la cellule de compétition qu'il partage avec un autre, une conséquence de cette hypothèse est que des effets d'interactions biologiques doivent être considérés afin de compléter l'hypothèse de la décomposition.

Compte tenu des limitations nécessaires, la transposition d'un modèle mathématique d'analyse à l'étude de ce phénomène met nettement en évidence, grâce une théorie statistique que confirme l'application à un cas concret, que l'observation expérimentale peut être décomposée selon notre hypothèse de base. Ainsi donc, la décomposition quantitative du nombre d'inflorescences par plante chez la Luzerne, observée sur le génotype G_j en présence de G_i dans la cellule $\{ G_i . G_j \}$ du bloc k a pour expression :

$$y_{ijk} = m + a_i + b_j + s_{ij} + r_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

où b_k est l'effet de ce bloc et e_{ijk} l'erreur comprenant à la fois l'erreur aléatoire et l'interaction blocs $\times$ effets moyens. Cette décomposition est nettement confirmée par les tests de significations.

L'utilisation de l'analyse semble donc efficace pour traiter de ce phénomène.

Nous avons attribué au terme compétition intergénotypique un sens restreint, c'est-à-dire les interférences biologiques réelles entre structures génotypiques, et

donc qui varient lorsque le voisin n'est plus le même. Le sens large donné au terme génotype accroît sans doute les problèmes posés par l'étude de ce phénomène.

C'est pourquoi l'étude biométrique, à l'aide du modèle au hasard rend possible l'estimation de caractéristiques pour les structures à l'étude. L'étude d'un essai avec un nombre suffisamment élevé de génotypes doit permettre une meilleure connaissance des paramètres a_i et b_i qui caractérisent les structures génotypiques en cause et peuvent être associés à un critère de choix.

Toutefois, il faut noter que ces conclusions sont relatives aux conditions de notre modèle expérimental, c'est-à-dire, rappelons-le, modèle monodimensionnel, structuration en cellules de compétition, régularité et uniformité des champs d'action, et qui sont en fait loin d'être les conditions agronomiques. L'application de tels résultats à l'agronomie nécessiterait des corrections importantes.

Reçu pour publication en mars 1967.

REMERCIEMENTS

J'exprime ma reconnaissance la plus vive à M. Yves DEMARLY qui m'a invité à réaliser cette étude sous sa direction et m'a prodigué son temps précieux. Je remercie également tous ceux qui m'ont adressé des critiques bienveillantes ainsi que la Direction des Annales de l'Institut national de la Recherche agronomique qui a admis le principe de la diffusion de ce travail.

SUMMARY

BIOMETRY AND QUANTITATIVE ANALYSIS OF COMPETITION BETWEEN GENOTYPES OF LUCERNE

Competition between genotypes of lucerne (*Medicago sativa*) was studied biometrically. The effects of competition on the opposing genotypes were interpreted mathematically. Other results showed that these effects were stable and could be repeated, whatever the year or the culture medium.

The genotypes were opposed in pairs in « competition cells ». The quantitative observations were analyzed according to the « diallel crossings » method. Mean metrical effects or fixed parameters of the competing genotypes were shown thus :

— general ability for competition,

— general ability for aggressiveness,

— specific ability for competition or biological interaction between two given genotypes and some other mean effects.

The problems involved in estimating these parameters and in sampling are dealt with.

Finally, a detailed example concerning four populations of genetically characterized lucerne is given, using numerical methods. Statistical tests show that for the mean number of inflorescences the described aptitudes are highly significant.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHALBI N., 1967. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, 1967, **17** (1), 67-82.

COCKERHAM C. C., 1963. Estimation of genetic variances. Statistical genetics and plant breeding. *Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Counc. Publ.*, **982**, 53-94.

DELTHEIL R., HURON R., 1959. *Statistique mathématique*, Paris, Armand Colin.

DEMARLY Y., 1967. Biologie et exploitation de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 247-272.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes (Thèse ès sciences). *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (4), 367-400.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M. T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (2), 131-155.

ÉCOCHARD R., HUET J., 1961. Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le Blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 25-59.

EISENHART C., 1947. The assumptions underlying the analysis of variance. *Biometrics*, **3**, 1-21.

FALCONER S. S., 1961. *Introduction to quantitative genetics*. Olliver and Boyd.

FEDERER W. T., 1962. *Experimental design ; theory and application*. The Mac Millan Company, New York 2e éd.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austral. J. biol. Sci.*, **9**, 463-493.

GRIFFING B., 1956. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, **10**, 31-50.

HAYMAN B. I., 1964 *a*. The analysis of variance of diallel table. *Biometrics*, **10**, 235-244.

HAYMAN B. I., 1954 *b*. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.

HAYMAN B. I., 1963. Notes on diallel cross theory. Statistical genetics and plant breeding. *Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Counc. Publ.*, **982**, 571-578.

HELGASON S. B., CHEBIB F. S., 1963. A mathematical interpretation of interplant competition effects. Statistical genetics and plant breeding. *Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Counc. Publ.*, **982**, 571-578

JENSEN N. F., FEDERER W. T., 1965. Competing ability in wheat. *Crop Sci.*, **5**, 449-452.

JINKS J. L., 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *N. cotiana rustica* varieties. *Genetics*, **39**, 767-788.

KEMPTHORNE O., 1952. *Design and analysis of experiments* ; 4e éd. John Wiley and Sons, New York.

KEMPTHORNE O., 1956. The theory of the diallel cross. *Genetics*, **41**, 451-459.

MATHER K., 1961. Competition and cooperation. *Symp. Soc. exper. Biol.*, **15**, 265-281.

SAKAI K. I., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol.*, **20**, 137-157.

SAKAI K. I., 1961. Competitive ability in plants : its inheritance and some related problems ; in *Mech. Biol. Comp. Symp. Soc. Exp. Biol.*, **15**, 245-263.

TEISSIER G., 1963. *Cours de génétique quantitative à la Faculté des Sciences de Paris* (non publié).

WEARDEN S., 1964. Alternative analysis of the diallel cross. *Heredity*, **19**, 669-680.

WILLIAMS E. U., 1963. The analysis of competition experiments. *Austral. J. biol. Sci.*, **15**, 509-525.

YAMADA T., HORIUCHI S., 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. *8 th internation. Grassl. Cong.*, 297-301.

YATES F., 1947. Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity*, **1**, 287-301.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (2), 159-173.

SÉLECTION PRÉLIMINAIRE EN SERRE DE SEMIS DE VIGNE

R. WAGNER

avec la collaboration technique de A. BRONNER

Station de Recherches viticoles et œnologiques,
Centre de Recherches agronomiques d'Alsace, 68 - Colmar

SOMMAIRE

Lors de la mise au point d'une méthode de sélection en serre de semis de vigne, les résultats suivants ont été obtenus :

1. En ce qui concerne la physiologie de la mise à fruit

La vigueur et le pourcentage de fertilité des jeunes semis de vigne présentent une forte liaison, à condition toutefois de noter la fertilité sur des yeux latents de rang suffisamment élevé. Cette corrélation ne s'observe plus chez les plantes retenues pour une deuxième année d'élevage.

2. En ce qui concerne l'amélioration de la vigne

Nous avons pu sélectionner les semis en deuxième année d'élevage en fonction des critères suivants : fertilité, type sexuel, saveur des baies. La précocité relative des plantes s'étant mises à fruit lors de la première récolte de 1966 a pu être notée en se basant sur le stade « véraison », il sera ainsi possible de la comparer avec celle qui sera observée, plus tard, au vignoble.

INTRODUCTION

La réalisation d'un programme d'amélioration des plantes comporte nécessairement l'élevage d'un grand nombre de semis. Pour les plantes pérennes, cet impératif pose un problème, car celles-ci sont très encombrantes, à la fois dans l'espace et dans le temps. Depuis les travaux de HUGLIN et JULLIARD (1964), il semble cependant possible de pallier partiellement cette difficulté : ces auteurs ont réussi à faire fructifier des semis de vigne âgés de 8 mois. Sur le plan pratique, la technique appliquée

fournissait déjà un test de fertilité des semis, mais il était permis d'être plus ambitieux. L'objectif fixé a donc été la réalisation d'une véritable sélection en serre dont cette étude donne les premiers résultats obtenus. Évidemment, il n'est pas question de supprimer l'observation du comportement ultérieur au champ qui reste la seule base du jugement final des variétés. Cette première étape en serre est néanmoins fondamentale dans ses conséquences, puisqu'elle permet de concentrer les moyens d'expérimentation sur un nombre relativement réduit de nouvelles obtentions beaucoup plus dignes d'intérêt.

Une condition préalable concerne l'obtention d'une mise à fruit importante, justifiant l'entreprise d'un travail de sélection en serre. C'est pourquoi, nous résumerons d'abord les principales données de ce chapitre de la physiologie de la vigne, ce qui facilitera l'exposé de nos résultats.

PHYSIOLOGIE DE LA MISE A FRUIT

Deux stades du développement sont à considérer :

— l'initiation florale,
— la mise à fruit proprement dite.

A — *L'initiation florale*

1. *Importance de la vigueur* :

Beaucoup d'auteurs ont insisté sur l'importance de la liaison vigueur-fertilité (Branas-Bernon-Levadoux, 1946). Cette corrélation s'observe au vignoble, que l'on considère les variations entre souches ou pour une souche donnée, les différents sarments qu'elle porte (Huglin, 1958). Pour des semis cultivés en plein champ, Zankov et Stoev (1962) signalent qu'il leur faut atteindre un minimum de vigueur pour pouvoir observer une fructification. De même, Huglin et Julliard (1964) admettent que « l'obtention de plants de semis très vigoureux en culture sans sol, constitue un premier pas » (dans la réalisation d'une mise à fruit rapide).

2. *Influence du milieu.*

a) *L'alimentation minérale.*

Récemment, Delmas (1966) a montré que certains éléments P — K — Mg — Zn peuvent influer sur le coefficient de fertilité des bourgeons (nombre moyen de grappes portées par un sarment). Il ne nous semble pas qu'il s'agisse ici d'une action directe de l'alimentation minérale sur l'initiation florale. Les variations de fertilité s'expliqueraient plutôt par des différences de vigueur conditionnées par les niveaux de l'équilibre ionique des solutions nutritives utilisées.

b) *La lumière.*

Selon May et Antcliff (1963) et Baldwin (1964), c'est la variation de l'intensité lumineuse qui explique le mieux les taux de fertilité des yeux latents. Des essais d'ombrage de bourgeons permettent à May (1965) de préciser que le récepteur de ce stimulus se situe dans cet organe.

c) *La température.*

BALDWIN (1964) montre que les températures élevées en interaction avec de forts éclairements, contribuent également à augmenter les taux de fertilité.

Ces deux derniers facteurs ne présentent d'ailleurs des actions nettes que durant une période bien déterminée du cycle de la vigne (correspondant au mois d'octobre en Australie). On sait aussi, depuis les travaux de HUGLIN (1958), que l'initiation florale ne se réalise pas d'emblée pour tous les bourgeons d'un sarment : si les yeux de la base sont, fin juin, les premiers dans lesquels se fait l'initiation des grappes, les bourgeons suivants présentent des ébauches florales d'autant plus tard que leur rang est plus élevé.

En résumé, l'initiation florale d'un bourgeon quelconque aura toutes les chances de se réaliser si :

— de façon constante et pour toute la plante, une bonne vigueur est assurée, c'est-à-dire, si un taux de photosynthèse suffisant est maintenu.

— de façon temporaire et locale — pour l'œil considéré — un niveau adéquat d'éclairage et de température est assuré.

B — *La mise à fruit proprement dite*

L'initiation florale étant réalisée, deux étapes restent à franchir avant la récolte des grappes :

1. Le forçage de l'œil latent avant l'entrée en dormance (HUGLIN, 1958) ou la levée de celle-ci, soit par le froid, soit par d'autres agents physiques ou chimiques (HUGLIN, 1958, POUGET, 1963).

2. La phase de croissance active des inflorescences et des baies :

On constate souvent sur jeunes semis ou sur boutures, que les inflorescences présentes au débourrement, ne donnent pas de fruits. Les causes de ce phénomène sont essentiellement :

a) « constitutionnelles » :

Dans l'espèce *Vitis vinifera*, on trouve des plantes femelles et hermaphrodites. Les fleurs femelles avortent après floraison, en l'absence d'allopollen. Cependant, on observe parfois des grappes portant de très petites baies apyrènes. L'intérêt cultural de ces plantes est évidemment nul.

b) physiologiques :

Un défaut d'alimentation de l'inflorescence provoque son avortement plus ou moins précoce. C'est ainsi que MULLINS (1966) a pu obtenir une récolte sur des boutures à un œil en supprimant, peu après le débourrement, les feuilles basales de la pousse jusque et y compris la feuille adjacente à la première grappe seule conservée. En effet, à ce stade physiologique, ces organes avant d'être amputés, se développaient à partir des réserves de ces boutures.

Comme on le voit, des progrès sensibles ont été accomplis dans le déterminisme de la fructification chez la vigne. L'ensemble de ces données nous a permis de définir une technique d'élevage des semis que nous examinerons à présent.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A — *Installation utilisée*

Les semis ont été élevés en serre, dans des bacs de culture sans sol. L'alimentation en solution nutritive se fait par sub-irrigation. Tous les détails se rapportant à cette installation et à son fonctionnement ont déjà été décrits par ailleurs (HUGLIN et JULLIARD, 1964). Notons cependant que :

— le sulfate de fer de la solution nutritive a été remplacé par 5 ppm de chélate de fer : « Sequestrene 138 Fe » qui reste plus facilement en solution.

Un éclairage puissant a été mis en place. Il comprend autant de rangées de lampes — Mazda MMF 500 watts — que de bacs de culture. Les ampoules, distantes de 1,20 m l'une de l'autre, sont utilisées sans leur réflecteur ; en effet, celles-ci sont disposées dans la masse du feuillage, tout leur rayonnement est ainsi mis à profit.

B — *Matériel végétal*

Pour la plus grande part il s'agit des descendants des croisements :

Muscat à petits grains × *Muscat Ottonel*
Muscat Ottonel × *Muscat à petits grains*

L'objet de ces semis est l'obtention d'une variété destinée à remplacer le *Muscat Ottonel*, cépage trop sensible à la coulure.

Les autres plantes font partie de la deuxième génération d'autofécondation des cépages alsaciens suivants : *Chasselas*, *Muscat Ottonel*, *Muscat à petits grains*, *Pinot blanc* et *Pinot noir*.

C — *Méthode d'élevage de ces semis*

1. *Principe général.*

La technique d'élevage que nous avons employée, se propose comme but principal l'obtention d'une fructification des semis. A cet effet, il nous a semblé indispensable de prévoir un délai de deux ans :

— la première année est consacrée à l'acquisition d'une vigueur aussi importante que possible et à la réalisation de bonnes conditions d'initiation florale.

— la deuxième permet le jugement effectif des plantes d'après les aptitudes qui se révèlent lors de la fructification.

2. *Détail des opérations d'élevage.*

Les pépins utilisés ont été récoltés le 7-10-1964 au vignoble, à pleine maturité des grappes les portant. Ils ont été conservés au réfrigérateur avant leur extraction, puis stratifiés à l'extérieur pendant deux mois et demi.

Première année d'élevage.

Le 17-2-1965, ils sont mis à germer en boîte de Petri, dans une étuve réglée à 30° (BALTHAZARD 1965). Après 10 jours, ils sont repiqués en godets de carton de 5 × 5 × 5 cm, remplis de sable. Ces plantules bénéficient d'une température variant entre 20 et 25° et d'un éclairage artificiel constitué par un plafond de tubes néon « LF — 40 watts — Jour de luxe 7 000° » disposés à 30 cm de la végétation. Les tubes sont à 15 cm les uns des autres, ainsi les plants pouvaient également bénéficier de l'éclairement solaire — l'élevage se faisant en serre —. Le 23-3-1965, au stade de 4-5 feuilles, les godets sont transférés dans les bacs de culture sans sol où ils sont environnés de sable.

— La température varie de 15° la nuit à 20-25° le jour.

— L'éclairage d'appoint fourni par les lampes à vapeur de mercure est utilisé de 5 h à 11 h d'une part, de 16 h à 21 h d'autre part. Dès que les plantes sont suffisamment grandes, elles sont palissées plus ou moins verticalement et de telle façon que les lampes soient toujours situées à plus d'un mètre de la végétation. A partir du 24 mai, cet appoint de lumière est supprimé pendant les journées ensoleillées.

— Jusqu'au 4-5-1965, il a été donné une irrigation par jour, puis deux jusqu'au 15-9-1965. Au-delà de cette date, les plantes ne reçoivent de la solution qu'une fois par jour, pour favoriser l'aoûtement.

— Le 18 octobre, le thermostat est réglé à 15° pour toute la journée ; le 8 novembre, l'irrigation des bacs est supprimée, la température est réduite à 5°, les feuilles commencent à tomber.

— Le 13 décembre, les plants sont retirés des bacs en tâchant de préserver au mieux l'intégrité de leur système radiculaire (fig. 1). Seuls les semis relativement vigoureux sont mis en jauge, à l'extérieur, dans de la sciure mouillée.

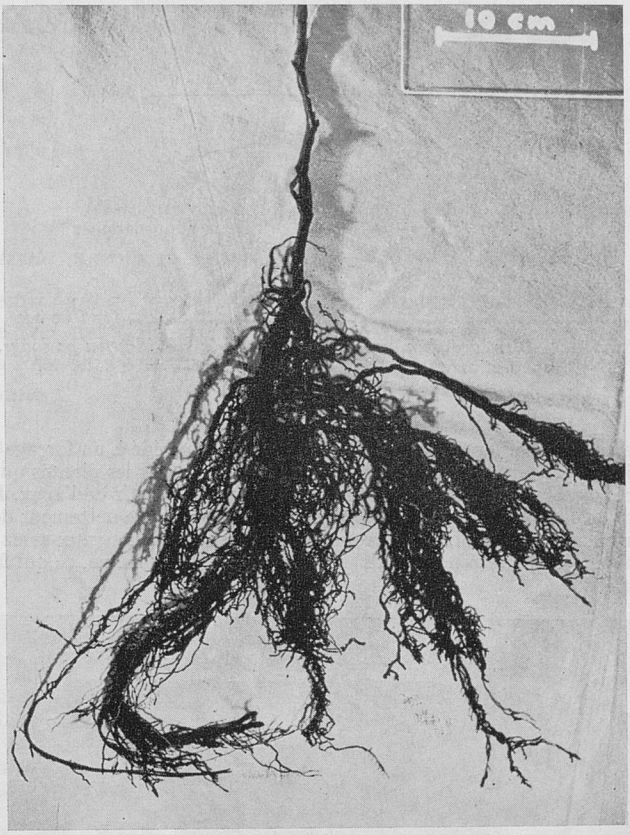


FIG. 1. — *Système radiculaire d'un plant de semis de 10 mois.* La photographie a été prise lors de la mise en jauge

Le compartiment de la serre ainsi complètement libéré de ses plantes, est nettoyé minutieusement. Le substrat de culture (sable et graviers) est évacué, les réservoirs de solution, les bacs et les éléments de drain, après lavage, sont à nouveau enduits de Flinkot. Les ficelles ayant servi au palissage, ainsi que tous les débris végétaux qui jonchent le sol, sont brûlés.

Deuxième année d'élevage : première pousse.

Le 26-1-1966, les semis âgés de un an sont sortis de jauge, taillés à 1,50 m du collet et replantés à raison de deux rangées de plants par bac de culture. La distance entre obtention sur la ligne est de 25 cm. Ces plants sont complètement enterrés sauf les deux derniers yeux, qui sont d'ailleurs les seuls à ne pas être éborgnés (fig. 2). Un sachet en matière plastique les protège du dessèchement tant que le débourrement n'a pas lieu.

La température de la serre et de la solution nutritive a été portée à 20°. Le débourrement est rapide : il s'échelonne entre le 6 et le 12 février. A partir du 24-2-1966, l'éclairage d'appoint est à nouveau sous tension avec les mêmes périodicités qu'en 1965. Deux irrigations par jour — au lieu d'une seule — sont données à partir de cette même date. Le thermostat est réglé à 25°.

Des deux pousses se développant en général sur les plants, celle qui présente les plus belles

grappes est écimée pour ne conserver que 6 feuilles en moyenne. Cette opération a pour but de soustraire les inflorescences à la concurrence du sommet végétatif. Les travaux de HALE et WEAVER (1962) ont en effet montré qu'avant le stade nouaison, c'est vers l'apex que se dirige la plus grande partie des produits de la photosynthèse. La pousse non écimée est palissée verticalement. La maturation de ces grappes intervient fin mai.

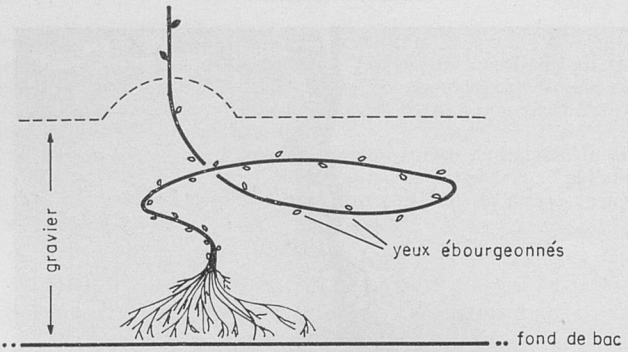


FIG. — 2. *Plant âgé d'un an, remis en bac après stratification en jauge. Seuls émergent du gravier, les yeux non éborgnés d'ordre 25 et 26.*

Deuxième pousse.

Afin d'obtenir une seconde production de grappes, il est procédé à un forçage des yeux latents des sarments palissés verticalement au printemps. Le 16 juin, toutes les plantes qui n'ont pas porté de baies à saveur musquée, sont écimées au niveau du 25e œil à partir de l'apex. Le premier bourgeon compté étant celui qui se trouve à l'aisselle de la première feuille nettement détachée du bourgeonnement. Pour ce matériel ce niveau correspond, en moyenne, à des yeux assez développés pour présenter des ébauches d'inflorescences, mais pas trop âgés tout de même, ce qui fait qu'ils ne sont pas encore dormants.

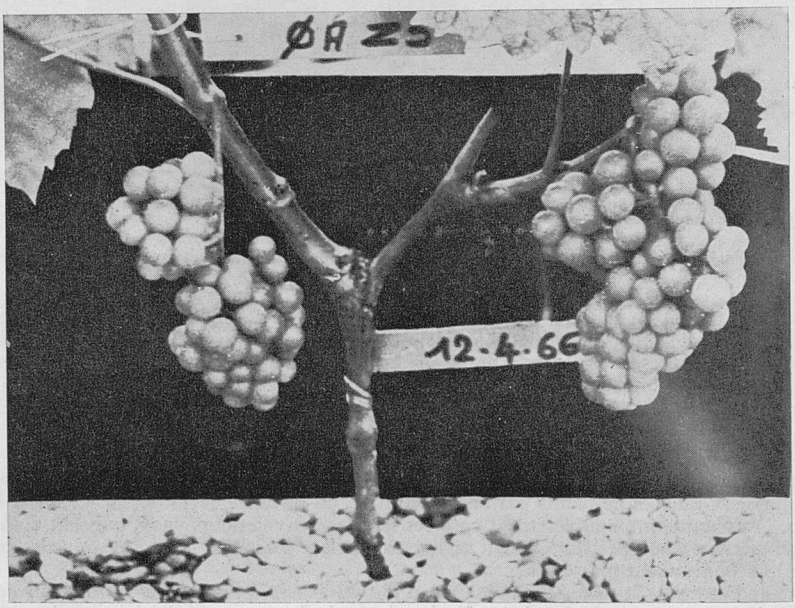


FIG. 3. — *Grappes sur un semis âgé de 14 mois*
La maturation complète de cette récolte sera obtenue fin mai 1966

— C'est la pousse de droite qui a été écimée, car c'est elle qui présentait la plus belle grappe On voit que cette opération a notablement réduit la vigueur de ce sarment

Cette deuxième récolte de l'année a lieu durant les mois d'octobre et de novembre.

Les critères de sélection appliqués sont :

— lors de la première année : la vigueur.

Seuls les plants bien aoûtés, dépassant 4 mm de diamètre à 5 cm au-dessus du collet, sont retenus en fin de première année.

— lors de la deuxième année : le type floral et des caractéristiques du fruit.

Ainsi, seules les plantes hermaphrodites, ayant porté une grappe musquée, font l'objet d'une prémultiplication, afin de poursuivre leur étude au vignoble.

RÉSULTATS

A — *Résultats relatifs à la physiologie de la mise à fruit*

1. *Liaison entre la vigueur et le pourcentage de plantes fertiles.*

a) Des semis âgés de 7 mois, soumis à un forçage de l'œil latent, d'ordre 15 à 20, montrent une très nette progression du pourcentage de plantes fertiles lorsque l'on considère des lots de vigueur croissante. D'ailleurs un calcul de χ^2 fait d'après le tableau 1, donne :

$$0{,}001 > P\ (\chi^2) > 0{,}000\ 1$$

TABLEAU 1

Liaison entre la vigueur et le pourcentage de plantes fertiles

1. — Cas de semis âgés de 7 mois

(résultats obtenus en 1964)

Classes de vigueur diamètre en mm au niveau de l'écimage (15-20e œil)	Nombre de plantes fertiles	Nombre de plantes stériles	P. 100 de plantes fertiles
2,5-2,9	0	3	0
3,0-3,4	5	16	24
3,5-3,9	28	31	47
4,0-4,4	50	28	64
4,5-4,9	33	15	69
> 5,0	27	9	75

L'hypothèse de l'homogénéité des différentes classes de vigueur est donc bien à rejeter. Enfin, la régression du pourcentage de plantes fertiles — après transformation angulaire — sur la vigueur (diamètre en mm) est hautement significative.

b) Des semis âgés de un an, taillés au niveau du 25e œil, après stratification, ne présentent plus cette liaison. En effet, le tableau 2 donne.

$$P\ (\chi^2) \neq 0{,}20$$

Ici, l'hypothèse d'homogénéité est très probable.

En fin de première année, les plantes sélectionnées avaient donc une vigueur moyenne suffisamment élevée pour que celle-ci ne constitue plus un facteur limitant de l'initiation florale.

TABLEAU 2

Liaison entre la vigueur et le pourcentage de plantes fertiles

2. — Cas de semis âgés de 1 an, taillés au niveau du 25e œil

(résultats obtenus en 1966)

Classes de vigueur diamètre en mm à 5 cm au-dessus du collet	Nombre de plantes ayant 2 inflorescences	Nombre de plantes ayant 1 inflorescence	Nombre de plantes stériles	P. 100 de plantes fertiles
5,0-5,9	14	14	7	80
6,0-6,9	25	12	6	86
7,0-7,9	19	13	0	100
> 8,0	14	8	4	85

2. *Variation de la fertilité avec le rang de l'œil.*

Afin de déterminer le niveau de la taille à appliquer aux semis de un an, deux plants de cet âge de vigueur moyenne, ont été sacrifiés. Après 5 mois de stratification au réfrigérateur, entre — 1° et 0°, ils ont été traités à la monochlorhydrine du glycol, selon la technique de HUGLIN (1958), afin de provoquer le départ du plus grand nombre possible d'yeux. L'une des plantes a présenté 5 pousses stériles de rang inférieur ou égal à celui de la première vrille apparue l'année précédente. Tous les

TABLEAU 3

Éclairage d'appoint et fertilité des bourgeons de la vigne

	Lumière naturelle (témoin) Lot n° 1		Lumière naturelle plus éclairage d'appoint		
			à 1 m du feuillage Lot n° 2		à 50 cm du feuillage Lot n° 3
Nombre de plantes	15		15		15
Nombre de plantes fertiles	8		10		8
Nombre total d'inflorescences	12		18		18
Nombre moyen d'inflorescences par pousse (ou plante fertile)	1,50		1,80		2,25
Nombre total de fleurs	573		1 240		1 467
Nombre moyen de fleurs par pousse (ou plante fertile)	71,6	H S	124,0	S	183,0

HS : différence hautement significative (seuil 0,01).
S : différence significative au seuil 0,05.

yeux situés au-dessus de ce niveau ont débourré : les premières ébauches d'inflorescences apparaissent vers le 14e œil (c'est-à-dire : au 3e œil au-dessus du niveau précédent). Ce sont les deux derniers yeux du plant (19e et 20e œil) qui portent les plus belles grappes. Notons que les premières vrilles apparaissent vers le 10e ou 11e œil, il ne semble pas y avoir de grandes variations à cet égard selon la famille considérée, du moins pour le matériel que nous avons observé.

Pour obtenir une bonne fructification, il sera donc nécessaire de faire débourrer des yeux latents de rang assez élevé (10e à 15e œil au-dessus de la première vrille formée.)

3. *Contrôle de l'initiation florale.*

A la suite des travaux de MAY et de BALDWIN que nous avons déjà résumés très brièvement plus haut, nous avons étudié l'intérêt d'un éclairage d'appoint en serre. Le tableau 3 montre que l'apport supplémentaire de lumière (et de chaleur) fourni par des lampes à vapeur de mercure, permet d'augmenter la fertilité de plants de *Muscat Ottonel* cultivés en pots.

B — *Résultats d'ordre génétique*

Ils sont exposés par ailleurs (WAGNER, 1967). Ils concernent :

le type sexuel,
la couleur des baies,
la saveur musquée.

Les disjonctions, collationnées avec des résultats antérieurs, nous ont permis de proposer des hypothèses quant aux génotypes des différents cépages concernés dans le matériel étudié.

C — *Résultats relatifs à l'amélioration de la vigne*

1. *Pourcentage de plantes s'étant mises à fruit.*

Le tableau 4 montre que 50 p. 100 environ des semis retenus en 2e année, ont porté des grappes mûres. Si l'on ajoute les 17 p. 100 de plantes femelles, on voit que plus de 65 p. 100 des semis ont fait l'objet d'un jugement sur le type sexuel et les caractéristiques du fruit.

2. *Différences constatées entre la récolte de juin 1966 et celle d'octobre-novembre 1966.*

Ces deux récoltes faites la même année présentent, d'après les tableaux 5 et 6, quelques différences. Celles-ci ne sont toutefois pas assurées statistiquement : le test χ^2 d'homogénéité fait sur les deux tableaux, donne en effet, les résultats suivants :

saveur musquée, $30 > P(\chi^2) > 0{,}20$
type sexuel $0{,}20 > P(\chi^2) > 0{,}10$

3. *Taux de sélection pratiquée aux différentes phases de la croissance et du développement.*

D'après le tableau 7, on voit que l'élimination la plus forte a lieu lors de la mise en place dans les bacs de culture : la surface réduite de ceux-ci constitue, en effet, le facteur limitant. Cette sélection très sévère que nous avons été contraint de prati-

TABLEAU 4

Effectifs de plants de semis âgés de 2 ans classés suivant leur fertilité en 1966 (1re + 2e récolte)

Matériel	Non observés (non débourrés)	Stériles	Fertiles mais les grappes se sont desséchées ou ont coulé	Fertiles mais femelles	Fertiles et ayant porté des grappes	Saveur
Croisement AO ou OA	7	6	20	15	43	neutre : 33 musquée : 10
Familles S_2	0	4	1	4	11	
Total en p. 100	6,3	9,0	19,0	17,0	48,7	

A : *Muscat à petits grains* (= *Muscat d'Alsace*).
O : *Muscat Ottonel*.
S_2 : Familles provenant de la deuxième génération d'autofécondation des cépages suivants : *Chasselas, Muscat à petits grains, Muscat Ottonel, Pinots blanc* et *noir*.

TABLEAU 5

Croisements réciproques
Muscat à petits grains-Muscat Ottonel

	1re récolte juin 1966	2e récolte sur les plants non jugés en juin
Plantes à baies musquées	8	3
Plantes à baies neutres...	20	18

TABLEAU 6

Croisements réciproques
Muscat à petits grains-Muscat Ottonel et familles S_2

	1re récolte juin 1966	2e récolte sur les plants non jugés en juin
Plantes femelles.....	13	6
Plantes hermaphrodites ..	25	28

S_2 : Familles provenant de la deuxième génération d'autofécondation des cépages suivants : *Chasselas, Muscat à petits grains Muscat Ottonel, Pinots blanc* et *noir*.

quer, nous a conduit à jeter au rebut tous les plants plus ou moins chétifs. Notons que l'état déficient de ceux-ci est en partie dû à des dégâts de *Botrytis* et autres cryptogames responsables des fontes de semis. Les plantes conservées ont, ensuite, été réparties en deux groupes (numériquement égaux) selon leur vigueur. Il a ainsi été possible d'intercaler régulièrement sur la ligne, un semis vigoureux (auquel est attribué un numéro impair) entre deux autres de taille plus réduite (ayant donc des numéros pairs). Nous avons alors constaté que sur 71 plantes ayant fleuri en deuxième année d'élevage, 49 (soit près de 70 p. 100) portaient un numéro impair. Ce pourcentage est significativement différent de 50 p. 100 au seuil 0,05. La sélection portant sur la vigueur au stade 4 feuilles, présente donc une certaine efficacité.

TABLEAU 7

Décroissance des effectifs des 2 croisements Muscat Ottonel-Muscat à petits grains *au cours des années d'élevage*

Effectifs	Age et mode d'élevage		
	1re année subirrigation	2e année	
		subirrigation	sans subirrigation
Pépins lors du semis	2 339		
Pépins après germination	1 310		
Plantules après repiquage en godets	1 131		
Plantules mises en culture	306		
Plantes âgées d'un an	152		
Plantes retenues en 2e année		91	30
Plantes hermaphrodites s'étant mises à fruit		43	9
Plantes hermaphrodites à saveur musquée		10	2

La surface des bacs de culture étant trop réduite, 30 semis de deuxième année ont dû être élevés en seaux de plastique. Le résultat est moins bon qu'en sub-irrigation, car la vigueur réduite de ces plantes n'a pas permis, en général, l'obtention d'une deuxième récolte.

Pour ces croisements, on a donc exercé un taux de sélection d'environ 10 p. 100 en ce qui concerne la vigueur des plantes. Nous retrouvons un pourcentage du même ordre pour le tri relatif aux caractéristiques de la fructification. Des 12 obtentions retenues, 10 semblent *a priori* productives, donc jugées dignes de faire l'objet d'une expérimentation au vignoble.

DISCUSSION

1. *Intérêt d'un élevage étalé sur deux ans*

Nous avons noté une nette liaison entre la fertilité des semis âgés de 7 mois et leur vigueur (tabl. 1). Par contre, cette relation n'apparaît plus lorsqu'on observe la sortie des grappes en début de deuxième année (tabl. 2). Manifestement, l'éci-

mage fait le 7e mois, est trop précoce : seul un faible nombre de plantes a atteint le seuil de vigueur requis pour présenter une grande probabilité d'initiation florale. Il est donc conseillé d'écimer le plus tard possible. Ce qui revient à choisir des yeux de rang de plus en plus élevé, afin, d'une part, d'éviter qu'ils ne soient entrés en dormance, d'autre part, de profiter effectivement de cette liaison vigueur-fertilité. En fait, il semble que l'intervalle de temps séparant la fin de l'initiation florale des premières manifestations de l'entrée en dormance, soit assez faible, à un rang déterminé, du moins pour les semis de l'année les moins vigoureux. Il sera donc beaucoup plus facile d'obtenir l'indépendance vigueur-fertilité en laissant la dormance s'installer pour la lever ensuite, ce qui, pratiquement, implique un élevage couvrant deux années.

2. *En ce qui concerne la technique d'élevage elle-même, il est nécessaire d'insister sur les points suivants.*

— Le problème de la réalisation d'un peuplement homogène n'a pas encore reçu de solution pratique, pleinement satisfaisante. L'emploi de petits godets de carton présente des complications relatives à l'étiquettage, de plus, il entraîne une implantation dans les bacs à un stade trop précoce, alors que la sélection pour la vigueur des semis n'est encore que partiellement efficace. L'utilisation de pots horticoles donnerait satisfaction à cet égard, malheureusement ceux-ci prennent trop de place, la surface des bacs est alors trop réduite pour élever tous les semis en sub-irrigation.

— La levée de dormance des plants d'un an à l'extérieur des bacs de culture présente beaucoup d'avantages. Il est ainsi possible de changer le substrat de culture, de nettoyer les bacs et la serre une fois par an. Les plantes soumises à des doses de froid plus longues et plus importantes que si elles restaient sur place, présentent des débourrements moins étalés. Finalement, cette opération constitue une mesure d'hygiène qui contribue certainement à réduire grandement l'innoculum de tous les parasites inféodés aux vignes cultivées sous serre. Nous avons ainsi pu contrôler beaucoup plus facilement que les années précédentes les invasions d'araignées rouges.

— Le jugement des semis lors de la première récolte, se fait dans d'excellentes conditions : les grappes se développent à 20 cm du sol (voir fig. 3). Elles sont bien dégagées des feuilles, à proximité de l'étiquette d'identification. Les notations sont faciles à faire, elles sont donc souvent répétées et permettent ainsi d'avoir toute la précision requise pour la détermination des différents stades phénologiques. La dispersion de ceux-ci reste faible : toutes les plantes débourrent, fleurissent et mûrissent chaque fois dans une fourchette de 15 jours. Ce synchronisme relatif est non seulement précieux lors des notations, il permet aussi la réalisation aisée de croisements. Ceux-ci peuvent être réalisés :

— entre les semis,

— entre les inflorescences obtenues par la même méthode d'élevage, mais en partant de boutures et non de pépins.

— entre ces dernières et les inflorescences des semis.

Notons qu'il s'agit ici d'un matériel ne présentant pas de grandes différences phénologiques. Dans le cas de croisements entre plantes ayant des cycles de croissance et de développement beaucoup plus différents, il est évidemment peu probable que l'on observe encore un bon synchronisme des différents stades physiologiques.

Ceci compliquera certainement la pratique des croisements. Par contre, les différences notées pour le stade véraison, qui apparaissent déjà dans notre matériel, seront alors encore plus marquées. Comme, par ailleurs nous sommes assurés qu'elles ne sont pas dues à des artefacts provoqués par la technique d'élevage, elles pourront, peut-être, nous donner quelques indications sur les précocités relatives de ces obtentions : c'est un point à étudier.

— La deuxième récolte ne présente pas tous ces avantages. Les grappes apparaissent à la suite d'un forçage de un ou deux yeux latents par plante. Ce débourrement est irrégulier, quelque soit le soin que l'on prenne pour choisir des bourgeons apparemment au même stade de leur évolution. La dispersion des notations physiologiques ira croissant. Celles-ci seront compliquées par l'inaccessibilité des grappes qui sont cachées dans le feuillage à 3-4 mètres de hauteur. Ces faits expliquent les différences sensibles apparaissant dans le pourcentage de plantes femelles observées lors des deux récoltes : les sachets d'autofécondation n'ont pas toujours pu être posés à temps sur les nombreuses grappes qui se sont développées. Il est également possible que quelques plants musqués, n'ayant pas fleuri en juin, n'aient pas pu être notés en automne. Cette saveur est, en effet, relativement fugace en serre, au moins pour certaines plantes. La période de dégustation la plus favorable semble se situer un peu avant la maturité complète. Cette nécessité ne pose pas de difficulté en juin, elle ne peut pratiquement pas être respectée pour la deuxième récolte qui s'échelonne sur les mois d'octobre et de novembre, période au cours de laquelle notre personnel est très occupé par les vendanges des essais en plein champ et n'est pas disponible en serre. A l'avenir, nous supprimerons donc cette deuxième récolte, pour concentrer tous nos efforts de sélection lors de la première mise à fruit. Nous procéderons de la façon suivante :

En deuxième année, les plantes seront divisées en deux lots A et B.

— Début février, le lot B restera dans la chambre frigorifique. Le lot A sera replanté en bac de culture pour donner des fruits fin mai. Les obtentions jugées intéressantes seront transplantées en châssis à l'extérieur pour parfaire la maturation des bois. Leur cycle végétatif accompli, ces pieds retourneront en chambre froide. Ils seront multipliés par greffage, après l'hiver.

— Le lot B prendra la place du lot A en serre, début juillet. Ces plantes pourront rester en place jusqu'au mois de février où elles rejoindront le lot B en chambre froide.

Cette nouvelle technique permettra donc de juger deux fois plus de plantes par an. Il semble, *a priori*, que qualitativement, les résultats pourront être aussi bons que ceux de 1966, pourvu que les plants de première année soient élevés à une densité suffisamment faible (environ 20 pieds/m^2). De plus, la concordance entre la période d'initiation florale des yeux qui seront choisis lors de la taille et l'époque la plus probable d'ensoleillement maximum pour la région, sera également à rechercher.

3. *Avantages de la technique préconisée par rapport au système traditionnel d'élevage des semis*

Nous n'avons pas pu comparer, jusqu'à présent, les résultats de la sélection en serre avec ceux que donne l'étude au vignoble. Il n'est pas douteux, cependant, que la majorité des plantes vigoureuses qui, élevées dans de bonnes conditions d'initia-

tion florale, présente une fructification très réduite ou nulle, donnera des résultats encore moins bons à l'extérieur. En pratique, le taux de sélection qui peut être appliqué lors de la deuxième année s'établit à 20 p. 100 environ, lorsqu'on ne fait intervenir aucune autre caractéristique que le type floral et la mise à fruit. Ce pourcentage se réduit d'autant plus qu'il est possible et économiquement utile, de sélectionner les semis pour d'autres critères : saveur de la baie, forme de celle-ci, couleur de la pellicule ou du jus, etc. En général, 5 à 20 p. 100 seulement des obtentions seront donc retenues pour plantation au vignoble. En conséquence, il sera possible alors :

— de faciliter l'amortissement du capital foncier, en diminuant le nombre de pieds non productifs dans les vignobles d'essais.

— de réduire le nombre d'heures de main-d'œuvre.

— de simplifier le travail du personnel scientifique et technique : les plants de valeur pourront être comparés plus facilement et surtout plus rapidement, car ils seront moins dispersés qu'auparavant. Pour les obtentions les plus intéressantes, il est dès à présent possible de prévoir la plantation en plusieurs exemplaires. Cette opération assurera une plus grande sécurité lors du jugement de ces nouvelles variétés et un gain de temps pour leur multiplication en vue de la réalisation d'essais chez les viticulteurs.

CONCLUSION

La technique de sélection préliminaire en serre de semis de vigne qui a été exposée permet donc :

1. d'écarter les plantes plus ou moins improductives ou femelles.

2. de noter les précocités relatives des plantes, pour ce milieu particulier, lors de la première des deux récoltes réalisables en deuxième année d'élevage.

3. de récolter un nombre important de greffons sur les obtentions jugées dignes d'être retenues.

4. d'étudier les disjonctions pour certains caractères de l'inflorescence et de la grappe notamment la couleur, la forme et la saveur de la baie en admettant, bien sûr, que les proportions trouvées ne sont pas modifiées par la sélection pratiquée avant la floraison.

Cette légère restriction ne diminue en rien l'intérêt de cette technique. Ce qu'il importe de souligner, c'est que nous obtenons en deuxième année, un cycle végétatif complet (débourrement-maturité) sensiblement synchrone pour toutes les plantes, compte tenu des disjonctions, d'ampleur réduite il est vrai, que présente ce matériel. Les comparaisons phénologiques valables ainsi permises, seront à rapprocher de celles que nous ferons plus tard, sur une partie de ces mêmes plantes, au vignoble.

Reçu pour publication en mars 1967.

SUMMARY

PRELIMINARY SELECTION OF VINE SEEDLINGS UNDER GLASS

The following results have been obtained after work on a method for selecting vine seedlings under glass.

1. *Fruiting physiology.*

There was a strong connection between the vigour and the percentage fertility of young vine seedlings, where the fertility was assessed by the number of dormant buds of a sufficiently high order. This correlation was not observed in plants retained for a second year of breeding (tables 1 and 2).

2. *Vine improvement.*

It was possible to select the second-year seedlings on the basis of the following criteria : fertility, sexual type, and grape flavour (table 4). The relative precocity of plants fruiting at the time of the first harvest in 1966 was assessed by reference to the stage « beginning of ripening ». It will be possible to compare this with later observations in the vineyard.

Breeding itself consists of germination at 30°C. After the appearance of the root tip, the seedlings are pricked out into cardboard pots. At the 4-leaf stage they are transplanted into sub-irrigated soilless culture vats. The established plants, being about 4 m long, are stratified outside the greenhouse in December. The following year a new cycle of vegetation is raised in vats after pruning at 1.50 m from the collar. Only the last two un-nipped eyes are left above ground (fig. 2). The first harvest takes place in June. After pollarding according to HUGLIN's (1958) technique, the dormant buds burst and new bunches appear. These mature in the autumn. Since these plants are very vigorous, there is an abundant harvest of cuttings (20 to 50). The plants retained can thus be rapidly multiplied in order to continue their study in the vineyard.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALTHAZARD J., 1965. Température optimale de germination des graines de vigne. *C. R. Acad. Sci.*, **260**, 214-221.

BRANAS J., BERNON G., LEVADOUX L., 1946. *Éléments de viticulture générale.* Éc. nation. sup. agron. Montpellier.

DELMAS J., 1966. Influence de l'alimentation minérale sur la fertilité des bourgeons chez *Vitis vinifera* L. var. *Merlau* cultivés en solution nutritive. *C. R. Acad. Sci.*, **262**, 2458-2461.

HALE C. R., WEAVER R. J., 1962. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia*, **33**, 89-130.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 113-272.

HUGLIN P., JULLIARD B., 1964. Sur l'obtention de semis de vignes très vigoureux à mise à fruits rapide et ses répercussions sur l'amélioration génétique de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 229-244.

MAY P., 1965. Reducing inflorescence formation by shading individual *Sultana* buds. *Austral. J. biol. Sci.*, **18**, 463-473.

MAY P., ANTCLIFF A. J., 1963. The effect of shading on fruitfulness and yield in the *Sultana*. *J. hortic. Sci.*, **38**, 84-94.

MULLINS M. G., 1966. Test-plants for investigations of the physiology of fruiting in *Vitis vinifera* L. *Nature*, **209**, 419-420.

POUGET R., 1963. Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera* L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amélior. Plantes*. **13**, n° hors-série I, 1-247.

WAGNER R., 1966. Effets d'un éclairage d'appoint sur la fertilité des bourgeons de la vigne. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **52**, 670-673.

WAGNER R., 1967. Étude de quelques disjonctions dans les descendances de *Chasselas, Muscat Ottonel* et *Muscat à pet ts grains* (à paraître dans *Vitis*).

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (2), 175-194.

ÉTUDE DES DÉFICIENTS CHLOROPHYLLIENS CHEZ DEUX ESPÈCES CULTIVÉES DU GENRE *ALLIUM* : L'OIGNON *A. CEPA* L. ET LE POIREAU *A. PORRUM* L.

E. BERNINGER, P. BURET
avec la collaboration technique de B. BRUANT

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles

SOMMAIRE

La facilité d'observation des déficiences chlorophylliennes utilisées comme marqueurs génétiques permet d'étudier des populations nombreuses. L'analyse des populations a été faite parallèlement dans deux espèces d'*Allium* : l'Oignon *A. cepa* L. et le Poireau *A. porrum* L.

Dans les populations l'Oignon, espèce diploïde, 20 à 30 p. 100 des plantes sont hétérozygotes pour l'un ou l'autre des nombreux gènes de déficiences présents à une fréquence faible (moins de 4 p. 100). Des gènes différents peuvent avoir la même expression phénotypique. Suivant les conditions de milieu, le taux d'autogamie estimé varie de 5 à 25 p. 100.

L'analyse des disjonctions en autofécondation démontre la nature autotétraploïde du Poireau. Les populations de cette espèce sont hautement hétérozygotes, 60 p. 100 des plantes en moyenne sont duplex pour un ou plusieurs gènes de déficience et plusieurs fois simplex. On peut admettre que le nombre de gènes de déficience est faible (7-14), mais que leur fréquence est élevée ($p = 0{,}10$ à $0{,}30$) et que le taux d'autogamie ne dépasse pas 20 p. 100.

INTRODUCTION

Dans la première phase du programme d'amélioration des oignons et poireaux entrepris à la Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles, nous avons observé un nombre important de lignées I_1 tirées du matériel-populations entretenu ou créé jusqu'ici par voie massale. Nous avons été frappés par les nombreuses disjonctions qui apparaissent en I_1 pour des caractères de déficiences chlorophylliennes souvent létales lors des semis au champ ou en serre.

Les deux espèces sont allogames, à pollinisation entomophile. En l'absence d'insectes (abeilles, bourdons, mouches Calliphora ou Sarcophaga...), les ombelles d'oignon restent pratiquement stériles, alors que celles de poireau sont capables de donner une petite quantité de graines.

A. — ÉTUDES FAITES SUR OIGNON « A. CEPA »

1. *Phénotypes observés*

Les déficiences peuvent être classées dans les catégories phénotypiques suivantes :

a) *Déficiences sur feuille cotylédonaire.*

sans chlorophylle
- blanc pur létal : *albina* (*a*)
- crème ou blanc jaunâtre létal : *albina xantha* (*ax*)
- jaune létal : *xantha* (*x*)

présence de chlorophylle
- jaune verdâtre en général létal : *albina viridis* (*av*)
- jaune verdâtre, létal ou non : *xantha viridis* (*xv*)
- vert pâle, souvent fugace : *viridis* (*vp*)

La germination des déficients est souvent synchrone de celle des plantules normales, parfois retardée ; leur vitalité et leur longévité sont variables : chacun des phénotypes pourrait être subdivisé en plusieurs catégories selon leur comportement physiologique.

Les *xv* et *vp* sont plus ou moins apparents, létaux ou fugaces selon les conditions ambiantes ; ils sont inviables surtout en plein air et à basse température. En terrines, dans des serres tempérées (15 à 25°C), les phénotypes sont atténués. Par exemple, une disjonction classée *ax* au champ est parfois notée *xv* en terrine, une disjonction classée *vp* au champ passe inaperçue en terrine (tabl. 3). JONES, CLARKE et STEVENSON (1944), ont déjà étudié ces caractères et proposé une classification des phénotypes très voisine.

Un phénotype curieux a été observé dans un quart des plantules de la lignée I_1-*Pf 137* : des zones nécrotiques décolorées alternent avec des zones normales le long de la feuille cotylédonaire. Ce phénotype létal a été appelé « mâchure » (*mach*).

b) *Déficiences retardées.*

Dans quelques cas les dernières feuilles formées en fin de première année de culture sont blanches chez un quart des plantes (I_2 *Sorocinskij 4*), ou bien les premières feuilles apparues à la reprise du bulbe en deuxième année sont blanches ou jaunes et verdissent lentement (quelques lignées des populations *Zittau*, *Vertus*).

2. *Etude des disjonctions en autofécondation*

a) *Fréquence des disjonctions en I_1.*

L'observation de la levée des I_1 en pépinières donne les proportions suivantes :

En 1964,	94 I_1	en disjonction sur	489,	soit 19,2 p. 100
En 1965,	232 I_1	—	1 132,	— 20,5 p. 100
En 1966,	339 I_1	—	1 223,	— 27,7 p. 100

Ce dernier pourcentage est nettement plus élevé que les précédents. Nous l'expliquons par une observation plus minutieuse des phénotypes *xv*, assez fugaces. De plus, on a relevé, en 1966, 131 lignées en disjonction pour le caractère *vp*, dont nous

ne tiendrons pas compte dans la suite de cette étude, en raison des difficultés de cette notation.

Le pourcentage global de déficiences et la répartition par phénotypes varient largement selon les populations d'origine (tabl. 1).

On peut admettre que la proportion des plantes hétérozygotes varie entre 20 et 30 p. 100. La plus ou moins grande fréquence des gènes létaux doit être considérée comme un reflet du passé récent de la population, et notamment de la plus ou moins faible consanguinité à laquelle elle a été soumise.

b) *Déterminisme génétique des déficiences.*

Les comptages de plantules faits en plein champ sont peu précis et les conditions sont généralement trop sévères pour une germination homogène. Aussi l'étude a-t-elle été conduite en serre avec semis en terrines. En majorité, les disjonctions sont conformes à des distributions 3 : 1, montrant par là que le déterminisme des déficiences est simple, unifactoriel récessif. Dans quelques cas, il est difficile d'assigner un seul phénotype aux déficients apparus dans une I_1. Il peut d'agir de disjonctions bifactorielles, par exemple : *Pf 139* : 96 normaux — 34 *vp* — 34 *a*, assimilable à 9-3-3 (1 létal avant germination) ou à 9-3-4 ; ou, lorsque les phénotypes déficients sont très voisins (*av* — *ax*, *ax* — *x*, *x* — *xv*) et que la disjonction (normaux-ensemble des déficients) est conforme à l'hypothèse 3 : 1, d'une modification plus ou moins complexe de l'expression des gènes majeurs.

Plus rarement la disjonction observée est voisine de 15 : 1. Dans ce cas, le phénotype déficient est généralement albinos.

Dans 10 à 20 p. 100 des cas, on a observé des disjonctions intermédiaires entre 3 : 1 et 15 : 1 (10 à 15 p. 100 de déficients chétifs *av* ou *ax* dont la levée est retardée). Il s'agit vraisemblablement de cas où une partie des déficients n'arrive pas à germer. Dans la suite de cette étude, on admet que le déterminisme des déficiences est toujours simple récessif. En fécondation libre, on a écarté les résultats de disjonctions où le génotype récessif était chétif, résultats qui auraient conduit à une sous-estimation du taux d'autogamie ou de la fréquence des allèles récessifs.

3. *Étude des disjonctions en fécondation libre*

Quelques plantules déficientes apparaissent dans les semis de variétés en fécondation libre. Quelle est l'origine de ces zygotes ?

Dans une variété-population considérée comme un système en équilibre, connaissant :

— p fréquence d'un gène récessif *a*,

— P fréquence du phénotype récessif *aa* létal, et le taux d'autogamie s

La relation

$$P = (1 - s)\, p^2 + \frac{1}{4}\, 2\, pq\, s \qquad (1)$$

estime avec une bonne approximation les fréquences relatives des phénotypes récessifs issus de panmixie et d'autogamie.

La formule apportée par P. GUY est :

$$P = (1 - s)\, p^2 + \frac{1}{4}\, 2\, pq\, s \left(1 - \frac{s}{2 - s}\right)$$

TABLEAU 1

Répartition par phénotypes des lignées I_1 en disjonction dans différentes populations d'Oignons
(Observations faites au champ, 1966)

Populations	Phénotypes des déficiences					Nombre de disjonctions	Nombre total de lignées	P. 100 en disjonction
	a	*ax*	*x*	*xv*	*axv, av*			
Rouge de Huy.....	—	10	—	10		20	58	35
Jaune Dur Truffaut.	—	5	2	—		7	41	17
Jaune de Mazé.....	4	7	3	14	1	29	94	31
Jaune de Limoges ..	—	5	1	8		14	48	30
Jaune de Stuttgart ..	2	17	5	22		46	187	25
Jaune de Zittau.....	—	9	5	16	2	32	99	32
Jaune d'Auxonne ...	7	6	—	3		16	41	39
Jaune de Sélestat....	—	6	—	3		9	43	21
J. Paille des Vertus.	1	22	1	5		29	85	34
Total						202	696	29

TABLEAU 2

Pourcentages de déficients observés dans la descendance de divers oignons mâle-stériles en fécondation libre
Versailles 1965 et 1966

Origine	Déficients	Phénotype	Effectif total	% déf.
1965. Effectif moyen par descendance : 220				
ms 505 (*Blanc de Vaugirard*).....	1	*vp*	226	0,44
ms 546 (*Jaune Cranston*)	1	*ax*	408	0,25
ms 577 (*Rouge de Brunswick*)	3	*ax*	356	0,84
ms 580 (*Rouge vif d'août*).....	2	*ax*	311	0,64
ms 1502 (*Jaune paille des Vertus*)	1	*ax*	401	0,25
ms A (*Jaune paille des Vertus*)	1	*ax*	202	0,50
ms B (*Jaune de Mazé*)	1	*xv*	300	0,33
118 autres descendances.....	0		25 336	
1966. Effectif moyen par descendance : 554				
ms 604 (*Blanc de Malakoff*)	1	*axv*	164	0,61
ms 605 (*Blanc Hâtif de Paris*)	7	*a* ± *v*	342	2,05
ms 610 (*Jaune de Moissac*)	1	*ax* chétif	332	0,30
ms 615 (*Jaune paille de Riom*)	1	*a*	516	0,19
ms 617 (*Jaune paille de Riom*)	1	*a* chétif	403	0,25
ms 620 (*Jaune Piriforme*)	1	*a*	584	0,17
ms 623 (*Jaune de Zittau*)	1	*a* chétif	498	0,20
ms 629 (*Jaune VIR 525*)	2	*ax* chétif	566	0,35
ms 634 (*Jaune de Zittau*)	1	*a*	541	0,18
ms 644 (*Rosé de Roscoff*).....	1	*xv*	623	0,16
ms 649 (*Rosé de Roscoff*).....	8	*ax* — *av*	734	1,09
ms 650 (*Rosé de Roscoff*).....	1	*xv*	585	0,17
37 autres descendances.....	0		21 258	

qu'on peut ramener à la formule (1) quand s est petit. Si les individus issus d'autofécondation sont éliminés ou très désavantagés, la formule (1) reste encore utilisable.

a) *Étude de plantes mâle-stériles en fécondation libre.*

Pour estimer la fréquence p des allèles déficients, nous avons observé la descendance de nombreuses plantes mâle-stériles I_0 laissées en fécondation libre. Ces plantes représentent la plupart des populations étudiées à Versailles. Elles étaient rassemblées dans le même champ de porte-graines.

Nous supposons que la fréquence des différents gènes est comparable parmi ces mâle-stériles à celle de l'ensemble de la population et que les mâle-stériles sont parfaitement allogames, malgré la présence parfois observée de faibles quantités de pollen adhérant sur les anthères.

Pour l'ensemble de ces descendances, la formule (1) devient :

$$P = p^2,$$

et dans la descendance d'un mâle-hétérozygote,

$$P = \frac{p}{2}$$

Les observations ont porté sur la descendance de 125 mâle-stériles en 1965, de 49 mâle-stériles en 1966. Les résultats sont groupés dans le tableau 2.

Interprétation des résultats.

Considérons d'abord chaque descendance isolément. Parmi les 125 mâle-stériles de 1965, environ 20 p. 100, soit près de 25 étaient hétérozygotes pour un facteur de déficience : 18 de ceux-ci n'ont donné aucun déficient sur 220 plantules en moyenne. Dans le « voisinage » des plantes-mères considérées (constitué par les individus ayant effectivement participé à la pollinisation) la fréquence de l'allèle récessif était donc inférieure à $2 \times \frac{1}{220}$, soit 0,01. Pour les disjonctions observées, la fréquence maximum p de l'allèle, dans le cas de *ms 577*, peut être estimée à $2 \times \frac{3}{356} = 0{,}017$.

Le ou les allèles les plus fréquents se situent dans la catégorie de phénotype *ax* en serre.

Parmi les 49 disjonctions de 1966, celles de *ms 610, 617, 623, 629* sont probablement faussées par la faible viabilité du déficient. On notera les fréquences élevées des allèles portés par *ms 605* et *ms 649* (4 et 2 p. 100). Ces chiffres sont à prendre comme des maximum réalisés dans le voisinage des mâle-stériles en question. L'allèle de *ms 649* est probablement aussi celui de *ms 577*. Les autres disjonctions indiquent une fréquence p allant de 0,32 à 1,22 p. 100. Il n'y a pas de raison de suspecter la détection des hétérozygotes d'être incomplète, car près de 25 p. 100 des plantes-mères sont en disjonction.

Si nous considérons l'ensemble des résultats de chaque année, nous avons :

en 1965, 10 plantules déficientes sur 27 570, soit 0,036 p. 100
en 1966, 26 plantules déficientes sur 27 142, soit 0,096 p. 100.

En admettant pour les n différents allèles une même fréquence $\bar{p}$, ces pourcentages représentent la grandeur $n\,\bar{p}^2$.

La valeur

$$\sum p = p_1 + p_2 + \ldots + p_n = n\,\bar{p}$$

est connue et comprise entre 0,10 et 0,15 puisque l'analyse des populations indique que 20 à 30 p. 100 des I_0 sont hétérozygotes pour l'un ou l'autre des facteurs de déficience. On peut calculer la valeur de $\bar{p}$ en faisant le rapport $\frac{n\bar{p}^2}{n\bar{p}}$, d'où l'on déduit $n = \frac{n\bar{p}}{\bar{p}}$.

Les données de 1965 conduisent aux valeurs $\bar{p}$ = 0,36 à 0,24 p. 100, n = 28 à 62
— 1966 — $\bar{p}$ = 0,96 à 0,64 p. 100, n = 10 à 23

A côté d'un ou deux allèles relativement fréquents (entre 4 et 1 p. 100), il y a donc de nombreux allèles à fréquence faible, et, forcément, plusieurs d'entre eux ont même phénotypique dans les conditions habituelles d'observation.

Ces résultats peuvent aussi être interprétés comme l'indication d'une très faible probabilité d'autofécondation des mâle-stériles sous notre climat dans les conditions naturelles. Aux États-Unis, en Utah, CLARKE et POLLARD (1949) ont trouvé, en croisant des lignées mâle-stériles par des lignées pollinatrices dominantes, en cage, un taux moyen de 4 p. 100 d'autofécondation des mâle-stériles.

b) *Étude de plantes mâle-fertiles en fécondation libre.*

Comme il est possible de n'autoféconder qu'une partie des ombelles d'un oignon normal, nous avons suivi parallèlement les disjonctions en autofécondation et en fécondation libre d'une série de plantes de la variété *Stuttgart Riesen* (tabl. 3).

TABLEAU 3

Comparaison des disjonctions en autofécondation et en fécondation libre d'une même série de plantes-mères de la variété Stuttgart Riesen (A. cepa)

N° plante-mère	Phénotype déficient		Disjonction en autofécondation	χ^2(3–1) P à 0,05	Disjonction en fécondation libre	P (%)	σ (%)
	en champ	en serre					
150	*viridis* (fugace)	*viridis*	113-27	NS	527-32	5,72	0,98
185	*ax* (+ *xv*)	*ax*	141-46	NS	1 056-39	3,56	0,57
194	*ax*	*ax*	126-39	NS	533-25	4,69	0,89
196	*ax* + *x*	*viridis* clair et *ax*	87-31	NS	1 093-51	4,46	0,61
204	*ax*	*xv*	103-35	NS	727-32	4,21	0,73
213	*x*	*x* (retard)	105-36	NS	527-16	2,95	0,73
241	*ax* + *a*	*viridis* clair	88-20	NS	596-16	2,62	0,65
Total			763-234	NS	5 059-211	4,00	0,28

Sans posséder de témoin autofécondé, parmi 50 descendances individuelles en fécondation libre de la variété *Piriforme*, nous avons obtenu les ségrégations (à 1 seul phénotype net) figurées dans le tableau 4.

En fécondation libre, dans la descendance d'une plante hétérozygote *Aa*, avec les mêmes symboles qu'en (1), nous avons :

$$P = (1 - s)\frac{p}{2} + \frac{1}{4}s \qquad (2)$$

Les valeurs retenues pour p (au maximum $\frac{p}{2} \leqslant 0{,}02$ pour *ms 649* et en moyenne $\frac{p}{2} < 0{,}01$) d'après (2), permettent d'estimer s ou une valeur légèrement supérieure en quadruplant la valeur de P. Ces taux sont variables d'une plante à l'autre et d'une population à l'autre.

TABLEAU 4

Pourcentages de déficients observés dans la descendance de divers oignons mâle-fertiles hétérozygotes en fécondation libre
(Versailles 1965 et 1966)

Origine de la plante-mère	Déficients	Phénotype	Effectif total	P. 100 déf. P	± σ (%)	4 P (%)
Population *Piriforme*, 1965 (sur 50 plantes)						
Pf 8	43	*ax*	927	4,6	0,7	18,4
Pf 20	39	*ax*	619	6,3	1,0	25,2
Pf 26	59	crème	777	7,6	1,0	30,4
Pf 39	86	*ax*	1 247	6,9	0,7	27,6
Pf 42	81	*xv*	1 250	6,5	0,7	26,0
Pf 49	60	*axx*	1 262	4,8	0,6	19,2
Pf 44 (1)	23	*a* pur	1 103	2,1	0,4	8,4
Pf 47 (1)	17	*a* pur	1 201	1,4	0,3	5,6
Origines diverses, 1965 (sur 42 plantes) (2)						
Vertus 1	25	*ax*	433	5,8	1,1	23,2
Vertus 2	13	*axv*	440	3,0	0,8	12,0
Sélestat 1	10	*ax — xv*	324	3,1	1,0	12,4
Sélestat 5	10	*av — xv*	269	3,7	1,2	14,8
Rouge foncé 1	23	*ax*	367	6,3	1,3	25,2
Rouge foncé 3	5	*a* pur	162	3,1	1,4	12,4
Origines diverses, 1966 (sur 44 plantes) (2)						
mf 603 Blanc de Malakoff	16	*av* faible	819	1,95	0,5	7,8
mf 605 Blanc Hâtif Parisien	22	*av*	420	5,2	1,1	20,8
mf 609 Lézignan	6	*ax*	189	3,2	1,3	12,8
mf 621 Piriforme	41	crème	772	5,3	0,8	21,2
mf 624 Rosé de Bonne Garde	36	*a* pur	939	3,8	0,6	15,2
mf 633 Zittau	87	*axv*	762	11,4	1,2	45,6

(1) Le déterminisme de la déficience pourrait être bifactoriel. Il y aurait lieu de multiplier P par 16 pour obtenir une approximation du taux d'autogamie.

(2) En 1965, l'effectif moyen était de l'ordre de 300 plantules par lot ; 3 autres lots ont donné chacun une plante déficiente.

En 1966, avec un effectif moyen de 580 plantules par lot, 10 autres lots ont donné 1 à 4 déficients (P < 1 p. 100), généralement de phénotype chétif.

Notons que *Stuttgart Riesen* fleurit nettement plus tard que les autres variétés.

s *Piriforme* (*Pf 44* et *Pf 47* exclus) = 24,4 p. 100 ± 1,2
s *Piriforme* (*Pf 44* et *Pf 47* inclus) = 19,6 p. 100 ± 1,0
s *Stuttgart Riesen* = 18,0 p. 100 ± 1,0

Les résultats du tableau 4 reflètent l'étalement du taux individuel d'autogamie ; celui-ci pourrait atteindre ou dépasser 30 p. 100 dans quelques cas (*Pf 26*, *mF 633*).

c) *Étude de populations commerciales.*

Les valeurs p^2 et $\sum p^2$ restent faibles et sont négligées dans le calcul du taux d'autogamie fait à partir des données recueillies pour quelques populations du commerce :

La formule (1) devient

$$P = \frac{1}{4} 2\,pq\,s$$

d'où

$$s = \frac{4\,P}{2\,pq}$$

avec $2\,pq$ variant de 0,20 à 0,30.

Les valeurs suivantes observées pour P :

Jaune Paille des Vertus 1 ...	3	déficients/1 124	= 2,7 p. 1000
Jaune Paille des Vertus 2 ...	10	— /1 372	= 7,3 p. 1000
Jaune de Zittau	14	— /1 820	= 7,7 p. 1000
Jaune Piriforme	3	— / 668	= 4,5 p. 1000
Rouge de Huy	10	— /1 420	= 6,2 p. 1000
Rouge pâle de Niort	5	— /1 667	= 3,0 p. 1000

permettent de retenir 4 et 15 p. 100 comme valeurs limites pour la variation de s.

Les taux d'autogamie individuels pour les saisons 1965 et 1966 à Versailles sont supérieurs aux estimations faites pour les populations produites dans le Midi, en Italie ou en Anjou (4-15 p. 100). Il est vrai que les saisons 1965 et 1966 ont été assez pluvieuses à Versailles et que nos cultures sont à densité plus faible que les champs grainiers commerciaux : ces deux faits peuvent expliquer l'efficacité moindre des agents pollinisateurs.

4. *Taux d'élimination des gènes récessifs*

A chaque génération, les zygotes *aa* sont éliminés. Pour des valeurs faibles de p, l'équation (1)

$$P = (1 - s)\,p^2 + \frac{1}{4} 2\,pqs$$

peut être assimilée à :

$$P = (1 - s)\,p^2 + \frac{s}{2} p$$

L'expression simplifiée du taux d'élimination, soit :

$$\frac{P}{p} = (1 - s)\,p + \frac{s}{2}$$

montre bien comment $\frac{s}{2}$ devient rapidement prépondérant.

Pour les valeurs estimées de p dans cette étude, le taux $\frac{P}{p}$ prend les valeurs suivantes :

s ↓ / p →	0,001 (%)	0,01 (%)	0,02 (%)
0	0,1	1	2
0,10	5,09	5,9	6,8
0,20	10,08	10,8	11,6

Des taux de l'ordre de 1 à 7 p. 100 sont très acceptables : un léger avantage sélectif des hétérozygotes peut suffire à maintenir la fréquence du gène récessif à son niveau actuel.

Parmi les plantes dites allogames, il doit être relativement facile de distinguer deux niveaux d'allogamie, selon que celui-ci permet ou non le maintien d'un grand nombre de déficiences unifactorielles.

B. — ÉTUDES FAITES SUR POIREAU « A. PORRUM »

1. *Phénotypes observés*

Au stade feuille cotylédonaire, on retrouve les mêmes phénotypes que chez l'Oignon. Il faut y ajouter un phénotype blanc translucide (« vermicelle chinois ») et des phénomènes de striation ou de panachure plus ou moins marqués dans la répartition de la chlorophylle. Le phénotype *av* s'exprime de différentes façons, le verdissement intervenant plus ou moins rapidement soit au sommet de la crosse formée par le cotylédon replié, soit à l'extrémité de la plantule, soit dans les régions enterrées.

Le phénotype « mâchure » est plus fréquent que chez l'Oignon.

A des stades ultérieurs, on peut observer l'apparition d'une première feuille vraie déficiente (*ax*) qui verdira à partir de son extrémité. Ce phénomène se répète pour chaque nouvelle feuille et la restauration peut n'être que partielle ; il en résulte un aspect panaché jaune et vert plus net sous un verre grossissant.

Les déficiences retardées et les panachures n'apparaissant qu'à l'âge adulte sont plus fréquentes que dans le cas de l'Oignon. Ces déficiences peuvent être létales en conditions défavorables (temps froid, gel...).

Comme dans le cas des Oignons, la comparaison d'un même matériel en serre tempérée (15 à 25°C) ou chaude, ou au champ, conduit à des classements phénotypiques différents. D'une population à l'autre, la fréquence des différents phénotypes est variable, et il n'est donc pas possible de l'estimer avec précision.

2. *Étude des disjonctions en autofécondation*

La proportion de plantules déficientes est le plus souvent faible dans les lignées I_1, mais la majorité de celles-ci présente plus d'un phénotype en ségrégation, dès que l'observation porte sur un nombre suffisant de plantules. Une première série de comptages a été faite avec un effectif moyen de 150 plantules par I_1. Une deuxième série avec des effectifs de 400 à 700 plantules par I_1.

En considérant chaque phénotype isolément, on peut répartir les ségrégations en 3 groupes :

— un premier groupe, où la proportion des déficients est très faible (< 1 p. 100) :
— un second, majoritaire, centré sur 2,5 à 3 p. 100 ;
— un troisième où les pourcentages vont de 6 à 30 p. 100 (fig. 1).

Ces disjonctions permettent de rejeter l'hypothèse d'un mode d'hérédité diploïde, alors qu'elles sont conformes à celle d'une hérédité tétrasomique, si l'on admet un déterminisme simple pour ces caractères.

Dans les disjonctions, la fréquence théorique des quadruplex (ici *aaaa*, déficient chlorophyllien récessif) varie suivant la valeur du paramètre α (0 à 2/7), — α étant la proportion de division pseudo-équationnelle pour un locus donné (DEMARLY, 1965), — entre les limites suivantes :

0	et 0,00127	dans la descendance de	*AAAa* (a_1)	autofécondé
0,028	et 0,045	—	*AAaa* (a_2)	—
0,25	et 0,287	—	*Aaaa* (a_3)	—

Les quelques fréquences intermédiaires entre ces valeurs typiques peuvent s'expliquer par l'existence de plusieurs gènes ayant même expression phénotypique, plusieurs simplex ($a_1 + b_1 + \ldots$) rendent compte des valeurs de l'ordre de 2 à 5 pour mille environ, deux duplex ($a_2 + b_2$) rendent compte des valeurs entre 5 et 9 p. 100 ; les fréquences de 10 à 15 p. 100 sont explicables par l'action de gènes complémentaires ou dupliqués (REBISCHUNG, 1956). Il peut y avoir pénétrance incomplète de certains allèles, d'où résultent des phénomènes de « dosage » plus ou moins marqués suivant le fond génétique et les conditions du milieu. De telles modalités sont fort probables chez les tétraploïdes.

On remarque, dans la figure 1, un léger décalage entre les disjonctions observées et les fréquences théoriques que nous expliquons par un déficit en récessifs plus ou moins létaux avant germination. Ce déficit s'accentue quand les conditions de germination sont défavorables.

On peut, en général, attribuer à chaque plante-mère d'une lignée I_1, un génotype particulier a_1, a_2 ou a_3. Sans considérer les a_1, dont la détection est souvent improbable ou impossible, la répartion des génotypes de 94 I_0 observées en autofécondation est la suivante :

		Exemple :	
0 triplex :	94 p. 100		
1 triplex :	6 p. 100	*Elbeuf 6* :	445-182 (*ax*)
0 duplex :	18 p. 100	*Saint-Victor 2* :	1 190- 1 (*xv*) soit 1 simplex
1 duplex :	63 p. 100	*Mézières 8* :	330- 13 (*ax*)
2 duplex :	18 p. 100	*Saulx 51* :	565- 17 (*a*) -15 (*av*)
3 duplex :	1 p. 100	*Solaise 7* :	372- 12 (*a*) -25 (*xv*) -19 (*ax*)

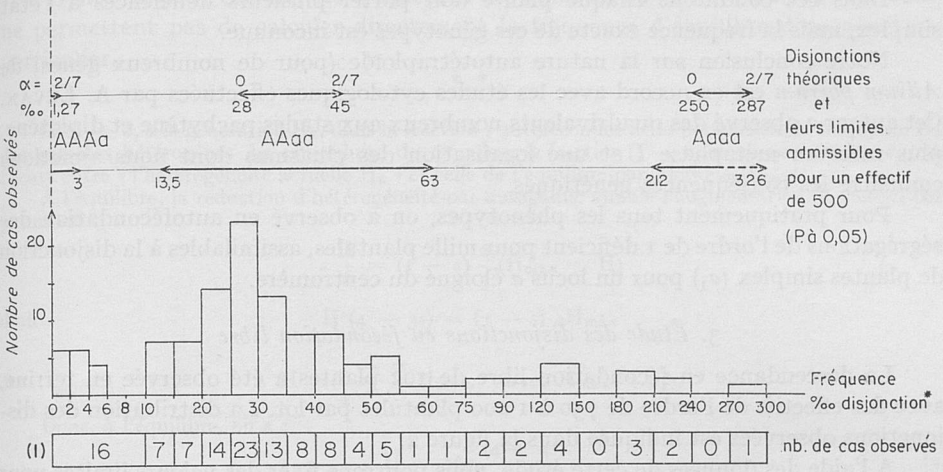


FIG. 1. — *A. porrum*
Histogramme des disjonctions observées en autofécondation (sur 94 plantes)
et (1) sa forme récapitulée pour trancription dans la figure 2
(*) fréquence pour mille en disjonction = $\frac{\text{Nombre de déficients d'un même phénotype}}{\text{Nombre total de plantules}}$

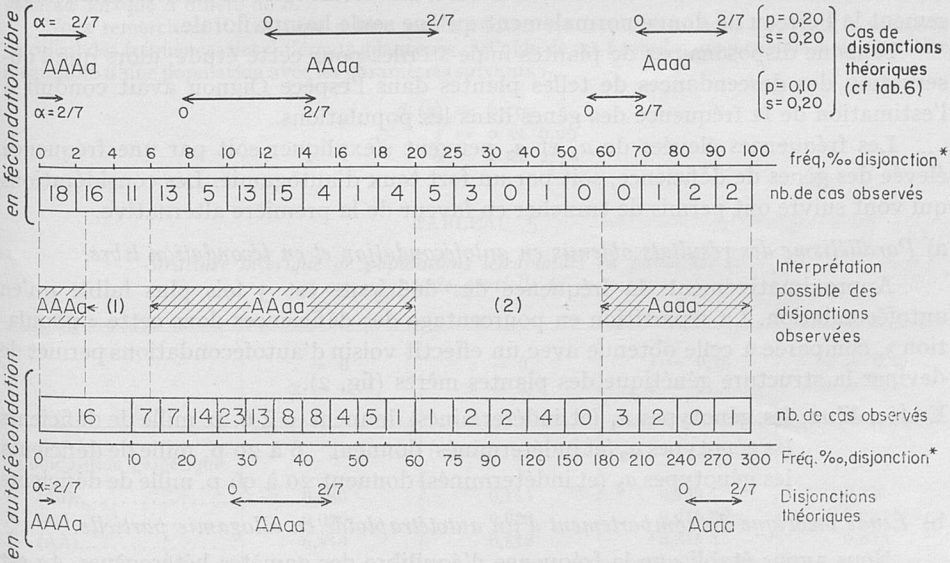


FIG. 2. — *A. porrum*
Répartition des disjonctions observées en autofécondation et en fécondation libre
Comparaison des distributions observées et théoriques
Essai de détermination du génotype des plantes mères
(1) et (2) Déterminisme plurifactoriel avec ou sans dosage de la dominance
(*) Fréquence pour mille en disjonction = $\frac{\text{Nombre de déficients d'un même phénotype}}{\text{Nombre total de plantules}}$

Dans ces conditions chaque plante doit porter plusieurs déficiences à l'état simplex, mais la fréquence exacte de ces génotypes est inconnue.

Notre conclusion sur la nature autotétraploïde (pour de nombreux gènes) de *Allium porrum* est en accord avec les études cytologiques effectuées par A. LEVAN. Cet auteur a observé des quadrivalents nombreux aux stades pachytène et diplotène, plus rares en métaphase I et une localisation des chiasmas dont nous aimerions connaître les conséquences génétiques.

Pour pratiquement tous les phénotypes, on a observé en autofécondation des ségrégations de l'ordre de 1 déficient pour mille plantules, assimilables à la disjonction de plantes simplex (a_1) pour un locus *a* éloigné du centromère.

3. *Étude des disjonctions en fécondation libre*

La descendance en fécondation libre de 102 plantes a été observée en terrine, avec des effectifs de l'ordre de 750 à 1 200 plantules par lot. La distribution des disjonctions observées est indiquée dans la figure 2.

A l'aide des données de cette étude, nous pourrons fixer des valeurs limites pour le taux d'autogamie *s* et la fréquence *p* des gènes récessifs. A partir de la répartition des génotypes a_2 et a_3, nous chercherons à déterminer celle des a_1. On pourra alors calculer la grandeur $\sum p$ (somme des fréquences des gènes considérés) et en déduire le nombre probable de gènes en cause.

L'imprécision des résultats pourrait être réduite s'il était possible de comparer les autofécondations et les fécondations libres d'une même série de plantes. Malheureusement le Poireau ne donne normalement qu'une seule hampe florale.

Nous ne disposons pas de plantes mâle-stériles pour cette étude, alors que l'observation des descendances de telles plantes dans l'espèce Oignon avait conduit à l'estimation de la fréquence des gènes dans les populations.

Les fréquences élevées de a_2 et a_3 peuvent s'expliquer soit par une fréquence élevée des gènes de déficience, soit par un fort taux d'autogamie. Les considérations qui vont suivre ont permis de trancher en faveur de la première alternative.

a) *Parallélisme des résultats obtenus en autofécondation et en fécondation libre.*

Approximativement, la fréquence des déficients est 3 fois plus faible qu'en autofécondation. La répartition en pourcentage des déficiences dans cette « population », comparée à celle obtenue avec un effectif voisin d'autofécondations permet de deviner la structure génétique des plantes-mères (fig. 2).

En féc. libre, les génotypes a_1 (et indéterminés) donnent 0 à 6. p. mille de déficients
les génotypes a_2 (et indéterminés) donnent 6 à 20 p. mille de déficients
les génotypes a_3 (et indéterminés) donnent 20 à 96 p. mille de déficients

b) *Étude théorique du comportement d'un autotétraploïde en allogamie partielle.*

Nous avons établi que la fréquence d'équilibre des gamètes hétérogènes *Aa* est modifiée par rapport à la fréquence panmictique dans les conditions suivantes :

$$\alpha = 0, \text{ fréquence Z des gamètes } Aa = \frac{4 - 4s}{4 - 3s} H \quad \text{où } H = 2pq \tag{3}$$

Loi générale :

$$Z = (4 + \alpha) \frac{(1 - s)}{4 - 3s + \alpha} H \quad \text{où } H = 4\,pq \frac{(2 - \alpha)}{4 + \alpha} \tag{4}$$

D'où l'on peut calculer les fréquences des gamètes *aa* et *AA*. Mais ces formules ne permettent pas de calculer directement la fréquence d'équilibre d'un génotype particulier.

***

Si $\alpha = 0$, à la génération G_n, dans la fraction s autofécondée de la population, la fréquence H_n des gamètes hétérogénes A*a* est réduite de 1/6 ; dans la fraction $(1 - s)$, la panmixie réduit de 2/3 l'écart entre « l'hétérogénéité actuelle H_n » et celle de l'équilibre panmictique H_{max}.

A l'équilibre, la réduction d'hétérogénéité par autogamie annule l'augmentation de celle-ci par panmixie :

$$s\,\frac{H}{6} = (1 - s)\,\frac{2}{3}\,(H_{max} - H)$$

d'où

$$H\,(4 - 3s) = (1 - s)\,4H_{max}$$

et

$$H = \frac{4 - 4s}{4 - 3s}\,H_{max}, \quad \text{avec } H_{max} = 2pq$$

Donc, à l'équilibre, on a :

$$H = 2pq\,\frac{(4 - 4s)}{4 - 3s} \qquad (3)$$

formule que l'on peut comparer à celle donnant la fréquence des hétérozygotes chez un diploïde soumis à un système de reproduction comparable

$$H = 2pq\,\frac{(2 - 2s)}{2 - s}$$

Le même raisonnement, en utilisant les données de DEMARLY (1963) permet d'obtenir la formule générale lorsque α diffère de 0.

Nous remercions P. GUY qui a bien voulu vérifier ces formules et nous apporter la méthode de calcul des fréquences des différents génotypes. A l'aide de ces formules, on a calculé la composition d'équilibre d'une population avec les paramètres suivants :

$p\,(a) = 0{,}10$
$s = 0$ et $0{,}20$
$\alpha = 0$ et $2/7$

TABLEAU 5

Structure théorique de populations tétraploïdes en panmixie ($s = 0$) et en autogamie partielle ($s = 0{,}20$)

	$s = 0$ $\alpha = 0$	$s = 0$ $\alpha = 2/7$	$s = 0{,}20$ $\alpha = 0$	$s = 0{,}20$ $\alpha = 2/7$
Composition gamétique				
Z (A*a*)	0,180	0,144	0,169 4	0,134
X (*aa*)	0,010	0,028	0,015 3	0,033
Y (AA)	0,810	0,828	0,815 3	0,833
Composition génotypique				
z_1 (*aaaa*) supposé viable	0,000 1	0,001	0,001	0,003
z_2 (*aaa*A)	0,004	0,008	0,008	0,013
z_3 (*aa*AA)	0,049	0,067	0,062	0,070
z_4 (*a*AAA)	0,291	0,238	0,249	0,201
z_5 (AAAA)	0,656	0,686	0,681	0,709

Avec $s = 0{,}20$, la fréquence des génotypes a_1 est réduite tandis que celles des a_2 et a_3 augmentent.

Malgré des différences notables dans leur composition gamétique, les structures génotypiques des populations ayant les paramètres $s = 0$, $\alpha = 2/7$ et $s = 0{,}20$, $\alpha = 0$, sont très voisines.

En raison de la complexité des coefficients, les sommes des génotypes n'arrivent pas exactement à la valeur 1 pour $s = 0{,}20$.

Le tableau 6 établit les fréquences théoriques d'apparition de déficients dans les descendances de a_1, a_2, a_3 en fonction des positions extrêmes $\alpha = 0$ et $\alpha = 2/7$ du locus, de la fréquence p du gène ($p = 0{,}10$; $0{,}20$; $0{,}30$) et du système de reproduction avec des taux constants d'autogamie $s = 0$ (panmixie), $0{,}10$ et $0{,}20$.

4. *Calcul des différents paramètres*

a) *Estimation des valeurs maximum et moyenne de p.*

Dans l'hypothèse d'un équilibre panmictique, pour des loci situés au centromère ($\alpha = 0$), et en expliquant chaque phénotype par l'action d'un seul gène, nous pouvons définir une valeur

$$p' = \frac{1}{2} 6\, p^2 q^2 + \frac{3}{4} 4\, p^3 q$$

à partir des fréquences des disjonctions duplex et triplex d'un phénotype donné. Cette valeur p' est inférieure à la valeur p du « gène » considéré dans la population :

$$p = \underset{(AAaa)}{\frac{1}{2} 6\, p^2 q^2} + \underset{(Aaaa)}{\frac{3}{4} 4\, p^3 q} + \underset{(AAAa)}{\frac{1}{4} 4\, pq^3} \; (+ \underset{(aaaa)}{p^4 \text{ létal}})$$

La relation

$$p' = 3p \cdot qp = 3p^2 (1 - p)$$

permet de calculer la valeur p de a.

Dans 5 populations dont 25 à 100 descendances autofécondées ont été observées au champ, nous avons au maximum $p' = 0{,}20$, ce qui correspond à $p = 0{,}31$ et en moyenne $p' = 0{,}12$, d'où $p = 0{,}23$.

D'autre part, le rapport des fréquences des génotypes

$$\frac{a_3}{a_2} = \frac{4p^3q}{6p^2q^2} = \frac{2}{3}\frac{p}{q}$$

permet une autre appréciation de p, peu précise en raison de la rareté des génotypes a_3.

Par cette méthode, pour l'ensemble des déficiences, on obtient une valeur p voisine de $0{,}10$. Nous avons conservé les valeurs $0{,}30$, $0{,}20$ et $0{,}10$ pour la suite des calculs.

b) *Appréciation simultanée de* s *et p.*

Il s'agit maintenant d'ajuster les résultats expérimentaux à ceux du tableau 6. En moyenne, les a_2 en fécondation libre donnent 10 à 12 p. mille de déficients, ce qui correspond, dans ce tableau :

soit à $p = 0{,}10$, $s = 0{,}20$, α entre 0 et $2/7$
soit à $p = 0{,}20$, s entre 0 et $0{,}20$, $\alpha = 0$

TABLEAU 6

Fréquence d'apparition de a_4 dans les descendances en fécondation libre de génotypes a_1, a_2 et a_3 suivant la valeur de α (0 et 2/7) pour 3 fréquences p *(0,10, 0,20 et 0,30) et 3 valeurs du taux d'autogamie (s = 0, 0,20, 0,50)*

Fréquence des gamètes *aa* dans la population (♂)		Val. de p	p = 0,10			p = 0,20			p = 0,30			Fréquence des gamètes *aa* produits par la plante-mère	
		Val. de s	s = 0	s = 0,20	s = 0,50	s = 0	s = 0,20	s = 0,50	s = 0	s = 0,20	s = 0,50		
		α = 0	0,010 0	0,015 3	0,028 0	0,040 0	0,049 4	0,072 0	0,090 0	0,102 4	0,132 0		
		α = 2/7	0,280 0	0,033 0	0,044 6	0,072 0	0,081 0	0,101 6	0,132 0	0,144 0	0,170 8		
Fréquence des a_4 à partir de plantes-mères	a_1	α = 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		α = 2/7	0,001 0	0,001 2	0,001 4	0,002 6	0,002 6	0,002 4	0,004 7	0,004 4	0,003 7	0,035 6	$\left(\frac{1}{8}\right)$
	a_2	α = 0	0,001 7	0,007 6	0,016 2	0,006 7	0,012 1	0,019 9	0,014 9	0,019 2	0,024 9	0,166 6	$\left(\frac{1}{6}\right)$
		α = 2/7	0,006 0	0,014 8	0,027 7	0,015 4	0,023 0	0,033 8	0,028 2	0,033 8	0,041 2	0,214	$\left(\frac{3}{14}\right)$
	a_3	α = 0	0,005 0	0,056 0	0,132 0	0,020 0	0,069 8	0,143 0	0,045 0	0,091 0	0,158 0	0,500	$\left(\frac{1}{2}\right)$
		α = 2/7	0,015 0	0,071 6	0,155 6	0,038 6	0,092 2	0,170 9	0,070 8	0,119 2	0,189 4	0,536	$\left(\frac{15}{28}\right)$

Pour une fraction s des plantules, produites par autofécondation, la fréquence des déficients est le carré de la fréquence (*aa*♀). Pour la fraction (1 — s), cette fréquence est le produit des fréquences (*aa* ♀ × *aa* ♂).

Selon la valeur de α, dans ces intervalles, on peut s'attendre à des disjonctions allant de 5 à 15 p. mille environ.

En ce qui concerne les a_3, la valeur moyenne des disjonctions est beaucoup plus malaisée à établir. Les valeurs extrêmes notées :

8,47 %	*vp Li* f. 1.15	
9,62	*mach Li* f. 1.16	s'expliquent bien par :
8,55	*xv Sol* f. 1.10	$p = 0{,}20\text{-}0{,}30$
7,78	*ax Sol* f. 1.18	$s = 0{,}20$
9,08	*vp Sol* f. 1.14	

Si nous admettons que les disjonctions de l'ordre de 25-50 p. mille sont également le fait de a_3, la moyenne se situe aux environs de 50 p. mille (curieusement il y a une nette discontinuité entre les valeurs de l'ordre de 25-50 p. mille et celles de 70-90 p. mille), 50 p. mille s'explique avec $p = 0{,}10\text{-}0{,}20$ et $s < 0{,}20$. Il est probable que les différents gènes en cause n'ont pas la même fréquence et seuls les plus fréquents ont une chance appréciable d'exister à l'état a_3 (cependant le gène « mâchure » nous a semblé être rare). D'autre part, des variations individuelles dans le taux d'autogamie sont certaines comme l'indiquent des variations observées dans la structure des fleurs.

Si la sélection élimine la totalité des individus issus d'autogamie, la fréquence des gamètes *aa* participant à la fécondation reste celle de panmixie ($s = 0$). Le calcul des disjonctions d'une plante-mère a_1, a_2 ou a_3 en fécondation libre conduit alors à des fréquences d'apparition du phénotype récessif légèrement inférieures, pour $s = 0{,}20$, à celles du tableau 6. Mais ceci ne change pratiquement pas la conclusion de cet essai d'ajustement qui est d'admettre les valeurs $p = 0{,}10$, à 0.20, $s \leqslant 0{,}20$.

c) *Estimation du nombre de gènes en présence.*

Il y a au moins 6 phénotypes différents de déficiences caractérisées (*a*, *av*, *ax*, *x*, *xv*, *vp*), sans compter les déficiences retardées. Le nombre de gènes en cause est probablement plus important, puisque nous observons des ségrégations explicables par la présence de deux ou plusieurs gènes indépendants ayant même phénotype.

Pour estimer le nombre n de gènes à partir des valeurs p moyen et $\sum p$, il faut maintenant connaître : $\sum p$, somme des fréquences des allèles de déficience,

$$\sum p = \text{fréquence des gènes sous forme } a_1 = \text{fréq. génotypes } a_1 \times \frac{1}{4} = \sum p\ (a_1)$$

$$+ \quad - \quad a_2 = \quad - \quad a_2 \times \frac{2}{4} = \sum p\ (a_2)$$

$$+ \quad - \quad a_3 = \quad - \quad a_3 \times \frac{3}{4} = \sum p\ (a_3)$$

La valeur très importante $\sum p\ (a_1)$ ne peut être établie par l'observation des ségrégations en autofécondation ou en fécondation libre. A partir de la fréquence des génotypes duplex, qui est connue avec assez de précision, et dans l'hypothèse la plus simple (panmixie, $\alpha = 0$), on peut calculer la fréquence théorique des génotypes a_1, puis $\sum p\ (a_1)$.

Le rapport

$$\frac{\sum p\ (a_1)}{\sum p\ (a_2)} = \frac{1}{2} \times \frac{4p\,q^3}{6p^2q^2}$$

prend les valeurs :

$$3{,}0 \text{ pour } \bar{p} = 0{,}10$$
$$1{,}33 \text{ — } \bar{p} = 0{,}20$$
$$0{,}78 \text{ — } \bar{p} = 0{,}30$$

Avec les valeurs expérimentales $\sum p\ (a_3) = 0{,}5$, $\sum p\ (a_2) = 0{,}07$, nous obtenons les valeurs suivantes pour $\sum p = n\,\bar{p}$:

$$2{,}07 \text{ si } \bar{p} = 0{,}30, \text{ d'où } n = 7$$
$$1{,}23 \text{ si } \bar{p} = 0{,}20, \text{ d'où } n = 6\text{-}7$$
$$0{,}96 \text{ si } \bar{p} = 0{,}10, \text{ d'où } n = 10$$

d) *Structure de la population.*

Nous pouvons maintenant établir à l'aide de ces paramètres la structure théorique de quelques populations, par développement des expressions :

$$(Z_1\ a_0 + Z_2\ a_1 + Z_3\ a_2 + Z_4\ a_3 + Z_5\ a_4)^n,$$

et comparer la répartition calculée des génotypes a_2 et a_3 à celles observées dans notre étude (tabl. 7).

TABLEAU 7

Structures de quelques populations

	Répartition en p. 100											
	Modèles théoriques										Populations observées	
n gènes indépend....	7	7	10	10	10	10	14	14	10	10	Échantillon de 94 autofécond.	Échantillon de 102 fécondat. libres
p	0,30	0,20	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	0,14	0,14		
α	0	0	0	0	2/7	2/7	0	2/7	0	2/7		
s.....	0	0	0	0,20	0	0,20	0	0	0	0		
0 a_3	57	83	96,5	93	92	88	95	89	91	84	94	91
1 ou plusieurs a_3 ...	43	17	3,5	7	8	12	5	11	9	16	6	9
0 a_2.....	11	31	60,5	53	50	48	50	38	40,5	33	18	34
1 a_2.....	29	39	31	35	36	37	36	38	38	39	63	37
2 a_2.....	31	22	7	10	12	12	12	18	16,5	20	18	23
3 a_2.....	19	6	1	2	2	3	2	5	4	6	1	5
4 et plus a_2 ...	10	1	ε	ε	ε	ε	ε	1	1	2	0	1

Nous avons calculé, pour $n = 10$, $p = 0{,}10$, les structures dans 4 cas différents par les valeurs de α et de s. On se rend compte ainsi des modifications apportées par la variation de ces paramètres.

Les trois premiers modèles ne s'accordent pas aux données expérimentales. L'accord est le meilleur entre les modèles théoriques établis pour $n = 14$, $p = 0{,}10$, ou $n = 10$, $p = 0{,}14$, et la population de fécondations libres, ce qui pourrait constituer une preuve de la validité des interprétations.

Il est probable que l'interprétation de plusieurs disjonctions en autofécondation est incorrecte (par exemple, des disjonctions de l'ordre de 5-6 p. 100 de déficients sont comptées 1 fois a_2 par excès, alors qu'elles peuvent être déterminées par 2 ou 3 a_2. De même, des disjonctions de l'ordre de 1 p. 100 sont comptées 1 fois a_2, alors que leur déterminisme est peut-être complexe).

e) *Taux d'élimination des gènes récessifs.*

En moyenne, nous avons noté dans l'ensemble des fécondations libres :

2 plantules déficientes pour mille dans les catégories classées a_1
11,4 plantules déficientes pour mille dans les catégories classées a_2
60 plantules déficientes pour mille dans les catégories classées a_3 (*)

Ces données représentent le phénomène naturel d'élimination pour l'ensemble des gènes considérées, la valeur moyenne de α et le taux réel s d'autogamie.

Nous calculons la perte globale comme étant la somme des pertes dans chaque catégorie génotypique, multipliée par la fréquence de cette catégorie, dans l'hypothèse ($\alpha = 0$, $s = 0$) pour 3 valeurs de p :

Valeur de p	0,20	0,14	0,10	Élimination (%)
Fréquence de a_0	0,40	0,55	0,65	0
Fréquence de a_1	0,41	0,35	0,30	0,2
Fréquence de a_2	0,16	0,09	0,05	1,14
Fréquence de a_3	0,03	0,01	0,004	6
Fréquence de a_4	0,001 6	0,000 4	0,000 1	100

On obtient, pour $p = 0{,}20$, un taux de perte global de 0,006 04 soit en pourcentage de $p : \frac{0{,}006\ 04}{0{,}20} = 3$ p. 100 ; pour $p = 0{,}14$, un taux global de 0,002 73, soit 1,95 p. 100 et pour $p = 0{,}10$ une élimination de 1,5 p. 100.

En réalité, si $\alpha = 0$, ce taux sera plus faible et il sera plus élevé pour $\alpha = 2/7$. On peut donc estimer que le taux d'élimination varie de 1 à 5 p. 100.

CONCLUSIONS

Les résultats acquis au cours de cette étude ont permis essentiellement de préciser la nature tétrasomique de l'hérédité chez *Allium porrum* et de comparer différents paramètres concernant les mêmes caractères chez les deux espèces cultivées.

	Allium cepa	*Allium porrum*
Niveau de ploïdie.....	diploïde	autotétraploïde
Nombre chromosomique	16	32
Nombre de phénotypes de déficiences chlorophylliennes.	6-7	8-10
Nombre de gènes	10 à 60 (probablement une vingtaine)	7-14

(*) approximation en raison de l'incertitude de ses limites

$\sum p$ des différents gènes	0,10 à 0,15	1,0 à 1,4
Fréquence des gènes	de très faible à 4 p. 100	10 à 30 p. 100
Taux d'autogamie	10 à 30 p. 100 (Versailles) 4 à 15 p. 100 (autres cas)	$\leqslant$ 20 p. 100
Taux d'élimination $\frac{\Delta p}{p}$	1 à 12 p. 100	1 à 5 p. 100

Le parallélisme des variations phénotypiques dans les deux espèces est très net. Toutefois les phénotypes paraissent plus variés chez le Poireau. Les différences essentielles sont les niveaux d'hétérozygotie des populations et la fréquence des gènes létaux dix fois plus élevée chez le Poireau que chez l'Oignon. Du fait de la nature tétraploïde du matériel, ces gènes sont soumis à un taux plus faible d'élimination et des avantages sélectifs du même ordre, liés à l'état hétérozygote, suffisent à expliquer la fréquence beaucoup plus importante des déficiences chez le Poireau.

Chez le tétraploïde, une fois en possession d'une estimation relativement précise des valeurs de s et de p, l'observation d'un effectif suffisant de descendants de fécondation libre, peut nous apporter des informations intéressantes sur le génotype des plantes-mères.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

STUDY OF CHLOROPHYLL DEFICIENCIES IN TWO CULTIVATED SPECIES OF THE GENUS « ALLIUM » : ONION « A. CEPA » L. AND LEEK « A. PORRUM » L.

The ease of the observation of chlorophyll deficiencies used as genetic markers makes it possible to study numerous populations. An analysis of populations was carried out in two species of *Allium* : onion, *A. cepa* L. and leek *A. porrum* L.

In populations of onion, a diploid species ($2n = 16$), 20 to 30 p. 100 of the plants are heterozygous for a deficiency gene (table 1).

By comparison of disjunctions observed in self-pollinated and in open pollinated progenies of male-fertile plants (table 3), associated with an analysis of the disjunctions observed in open pollinated progenies of male-sterile plants of the same origin (table 2), it can be concluded that the deficiency genes are numerous (probably about twenty, several of them having the same phenotypic expression) and that they occur with a low frequency (4 p. 100 at the most, generally lower than 1 p. 100).

According to the environmental conditions, the estimated amount of autogamy varies from 5 to 25 p. 100. This could reach and exceed 30 p. 100, as is reflected by the range of the individual amount of autogamy (table 4).

Analysis of the disjunctions in self-pollination, confirmed by that in open pollination, demonstrates the autotetraploid nature ($2n = 32$) of the leek (fig. 1 and 2).

While there is a very clear parallel between the phenotypic variations in the two species, the number of deficiency genes is lower in the leek (7-14), but their frequency is 10 times higher (10-30 p. 100), explaining the highly heterozygous level of the populations [on average 60 p. 100 of the plants are duplex for one or several deficiency genes and several times simplex (table 7)].

Establishment of theoretical models in order to approach the actual structure of the populations leads to an estimated amount of autogamy lower than 20 p. 100 (tables 6 and 7).

In the leek, owing to the tetraploid nature of the material, the genes are submitted to a lower amount of elimination $\left(\frac{\Delta p}{p}\right)$, and selective advantages of the same order, combined with the heterozygous state, suffice to explain the much greater frequency of deficiencies.

In the tetraploid, once a relatively precise estimate of the values s and p is obtained, the observation of a sufficient stock of open pollination descendants can provide interesting information on the genotype of the parent plants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CLARKE A. E., POLLARD L. H., 1949. The amount of self pollination in male-sterile Onions lines. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **53**, 229.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

GUY P. Communication personnelle.

JONES H. A., STEVENSON F. J., 1944. Studies in the genetics of the Onion. (*A. cepa* L.). *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **44**, 479-484.

LEVAN A., 1940. Meiosis of *Allium porrum*, a tetraploïd species with chiasma localisation. *Hereditas*, **26**, 454-462.

REBISCHUNG J., 1956. Hérédité de trois caractères chez le Dactyle, *Dactylis glomerata* L., *Ann. Amélior. Plantes*, **6**, 282-306.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (2), 195-206.

ÉTUDE DE MUTANTS DE « TYPE DE DÉVELOPPEMENT » ISOLÉS DANS DES VARIÉTÉS DE BLÉ TENDRE D'HIVER (1)

Nicole MAÏA, P. DOMMERGUES, J. GILLOT, C. GOUJON et H. TOUVIN
avec la collaboration technique de P. VENARD

Laboratoire de Botanique, : Villa Thuret, 06 - Antibes.
Centre de Recherches agronomique de Provence. 06 - Antibes
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de recherches agronomiques du Centre-Est, 21 - Dijon,
Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78-Versailles

SOMMAIRE

Des mutants d'alternativité ont été induits à partir de deux variétés de blé tendre d'hiver : *Cappelle-Desprez* et *Starke*. En semis d'automne, ceux-ci possèdent les mêmes caractères morphologiques que les variétés d'origine. Le comportement génétique des mutations étudiées est monofactoriel. Le gène intéressé est situé pour *Cappelle-Desprez* sur le chromosome 5A et pour *Starke* sur le chromosome 2D (tabl. 7). Quant à l'analyse physiologique, elle révèle un type de développement nettement printemps pour le mutant de *Starke*, et intermédiaire entre les types hiver et printemps pour le mutant de *Cappelle-Desprez* (tabl. 5 et fig. 1 et 2). Ce dernier est aussi plus sensible au froid que son témoin (tabl. 4).

Les recherches sur le développement portent très généralement sur des variétés qui se distinguent entre elles non seulement par les caractères étudiés, mais par tout un ensemble de facteurs héréditaires. Pour pallier cet inconvénient, on a cherché des lignées presque isogéniques en faisant muter des variétés de blé tendre d'hiver.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les deux variétés choisies, *Starke* et *Cappelle-Desprez*, sont de « type hiver ». Semées en mi-avril, elles ne montent plus (tabl. 1). Mais cette analogie cache de profondes différences quant au type de développement. Pour simplifier, disons que le « type hiver » est plus accentué pour *Starke* que pour *Cappelle-Desprez*.

(1) Recherches réalisées dans le cadre du contrat entre l'EURATOM-ITAL d'une part et l'I. N. R. A. d'autre part. (Contribution n° 283)

Les traitements mutagènes ont été réalisés, dans le cas de *Cappelle-Desprez*, en novembre 1958, avec une solution aqueuse à 0,09 p. 100 de MSC (1), et pour *Starke*, en novembre 1960, avec une solution aqueuse de 0,3 p. 100 de MSE (2).

TABLEAU I

Pourcentage des plantes ayant produit au moins une talle pour les dates de semis indiquées

Dates de semis →	1963			1964		
Variétés ↓	5-3	25-3	4-4	9-3	31-3	9-4
St-Rémy / *Starke* (très hiver)	100	10	0	0	0	0
Cappelle-Desprez (hiver)	100	50	10	100	0	0
Prestige (alternatif)	100	100	100	100	100	80
Gai printemps (printemps)	100	100	100	100	100	100

Les résultats ci-dessus délimitent les fluctuations observées pendant 5 années consécutives : 1960 à 1964. (Informations communiquées par M. KOLLER, Dijon).

Dans les deux cas, mille grains secs de ces variétés ont été immergés dans la solution mutagène pendant 24 heures à la température de 25°C.

Les semis de la T_1 (3) ont été exécutés en terrine. Au début du printemps, les plantules furent repiquées en pleine terre loin de tout autre blé, afin d'éviter toute hybridation accidentelle.

Les grains T_2 furent semés le 21 avril 1960 pour *Cappelle-Desprez* et le 20 avril 1962 pour *Starke*. Dans les deux cas, les plantes montées furent autofécondées.

Le but étant d'obtenir des mutants morphologiquement identiques aux variétés de départ, mais présentant des caractères d'alternativité, la récolte de chaque plante T_2 fut divisée en 2 parties :

— l'une semée normalement en automne pour contrôler la morphologie des mutants,

— l'autre semée au printemps pour parfaire la sélection d'alternativité.

Ce schéma expérimental a été appliqué également aux générations suivantes. Les semis de printemps furent toujours réalisés entre les 8 et 20 avril, période pour laquelle les témoins de *Cappelle-Desprez* et *Starke* restaient sous forme herbacée.

A partir de la variété *Cappelle-Desprez*, on a retenu en T_3 deux lignées (*265*) et (*331*). La première fut définitivement fixée en T_4 sous le numéro (265-7), la seconde donna en T_5 deux lignées différentes : (*331-6-17*) et (*331-6-10*).

La variété *Starke* ne permit d'isoler en T_3 qu'une seule lignée mutante, fixée en T_4 sous le numéro (*1402*). Son étude a été moins poussée que celle des mutants de *Cappelle-Desprez*.

II. — COMPORTEMENT MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DES VARIÉTÉS ET DE LEURS MUTANTS

Les comparaisons ont été réalisées soit en semis normaux d'automne et de printemps, soit en semis de serre après traitements vernalisants.

(1) Méthane sulfonate de (chloro-2-éthyle) $CH_3—SO_2—O—CH_2—CH_2—Cl$.
(2) Méthane sulfonate d'éthyle $CH_3—SO_2—O—C_2H_5$.
(3) Génération de traitement.

1. *Semis normaux d'automne et de printemps*

a) *Caractères morphologiques*

Après les semis d'automne, l'examen minutieux des caractères de l'épi et du grain ne permet pas de différencier les mutants *Cappelle-Desprez* et *Starke* des variétés dont ils sont issus. Cependant, pour *Cappelle-Desprez*, le mutant (*331-6-17*) se détache significativement en ce qui concerne la hauteur moyenne des tiges épiées (tabl. 2 et 2 *bis*).

TABLEAU 2

Comportement de la variété Cappelle-Desprez *et de ses mutants*
(observations faites en pépinière sur terrain assez homogène)

Désignation des lignées		Hauteur des talles (semis d'automne)	Dates d'épiaison	
			(semis d'automne) 20-10-64	(semis de printemps) 7-4-65
Cappelle-Desprez (témoin)		113 ± 1,39	7-6	néant
Mutants en T_5	*265-7*	111 ± 0,81	7-6	30-6
	331-6-10	113 ± 0,81	7-6	30-6
	331-6-17	98 ± 3,12	14-6	8-7

TABLEAU 2 *bis*

Valeurs de t *calculées pour la hauteur des talles*

Lignées	*331-6-10*	*331-6-17*	*Cappelle-Desprez*
265-7	1,756	4,034**	1,1241
331-6-10		4,655**	0 NS
331-6-17			4,387**

** Hautement significatif (t 0,01 $\neq$ 2,75).

b) *Caractères physiologiques*

En semis d'automne, le témoin *Cappelle-Desprez* et ses mutants se comportent de façon identique quant à leur développement (tabl. 2) à l'exception du mutant (*331-6-17*) pour lequel on note une nette tardiveté.

En semis de printemps au contraire, la différence entre le témoin et ses mutants est qualitative. Le premier ne monte pas tandis que les seconds épient et fructifient.

Toutefois, nous constatons pour la lignée (*331-6-17*), un retard de 8 jours à l'épiaison par rapport aux 2 autres lignées : (*265-7*) et (*331-6-10*) (tabl. 2). Cette dernière provient pourtant de la même plante T_1 que la (*331-6-17*).

Une analyse quantitative du tallage est résumée au tableau 3. En semis d'automne, les mutants (*265-7*) et (*331-6-10*) se comportent sensiblement comme leur témoin et en semis de printemps ils restent très comparables entre eux. Par contre, la lignée (*331-6-17*) est d'un type différent, elle talle moins en hiver et plus au printemps, tout en montrant un pourcentage de talles épiées, singulièrement plus faible surtout en semis de printemps. Quels que soient les mutants, ils se distinguent nettement de la variété *Fylgia* et peuvent de ce fait être classés comme des mutants d'alternativité.

Un semis d'automne, réalisé en 1964 à la Station d'altitude de Chaux-des-Prés, dans le Jura, a permis de comparer, quant à la résistance au froid, le témoin *Cappelle-Desprez*, et ses deux mutants (*265-7*) et (*331-6-10*). Pour une gamme de résistance

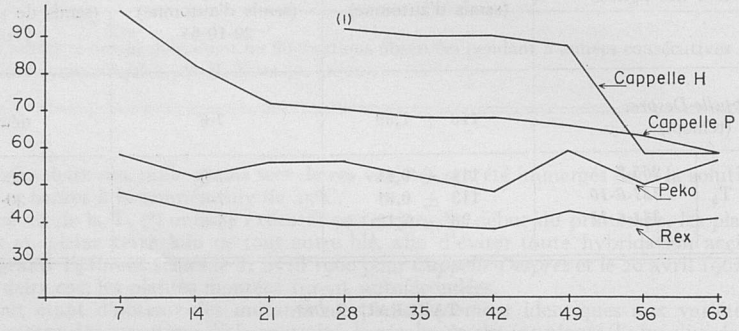


FIG. 1. — *Réaction des mutants de « type de développement » en conditions vernalisantes.*
— En ordonnée : nombre de jours continus à 18°C jusqu'à l'épiaison (après traitements par les jours courts)
— En abscisse : nombre de jours à 10°C éclairement 8 h/24.
(1) En deçà de 28 jours de vernalisation, absence d'épiaison.

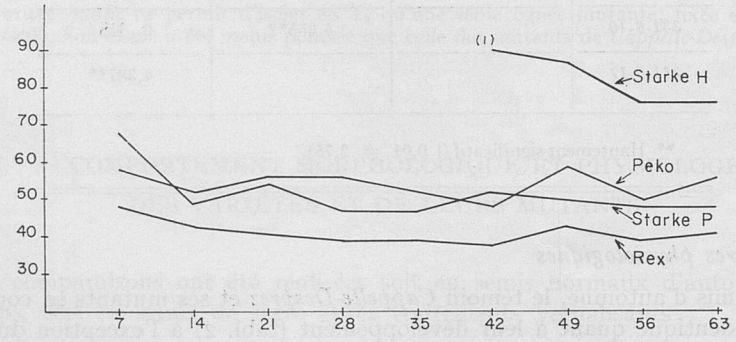


FIG. 2. — *Réaction des mutants de « type de développement » en conditions vernalisantes.*
— En ordonnée : nombre de jours continus à 18°C jusqu'à l'épiaison (après traitements par les jours courts)
— En abscisse : nombre de jours à 10°C éclairement 8 h/24.
(1) En deçà de 42 jours de vernalisation, absence d'épiaison.

TABLEAU 3

Comparaison du tallage et de la fertilité entre Cappelle-Desprez *et ses mutants*

Désignation des lignées		Par plante				Pourcentage du nombre moyen d'épis fertiles par rapport au nombre moyen de talles	
		Nombre moyen de talles (épiées ou non)		Nombre moyen d'épis fertiles			
		Semis du 20-10	Semis du 7-4	Semis du 20-10	Semis du 7-4	Semis du 20-10	Semis du 7-4
Fylgia de printemps			5,2 ± 1,58		4,8 ± 1,06		92
Cappelle-Desprez (témoin)		6,45 ± 0,23		5,57 ± 0,25		86	
Mutants en T_5	*265-7*	6,61 ± 0,52	4,51 ± 0,71	5,62 ± 0,51	3,58 ± 0,49	85	79
	331-6-10	6,11 ± 0,61	4,58 ± 0,72	4,96 ± 0,64	3,22 ± 0,62	82	70
	331-6-17	5,26 ± 1,17	5,60 ± 1,92	3,80 ± 0,98	2,92 ± 0,99	72	52

allant de zéro (1) à dix (2), ces lignées ont mérité respectivement les notes cinq, quatre et deux.

Ces observations recoupent d'ailleurs l'analyse faite à Versailles sur les lignées T_5 durant l'hiver 1962-1963 (tabl. 4).

TABLEAU 4

Dégâts du froid sur la variété Cappelle-Desprez *et ses mutants*
(Hiver 1962-1963)

Désignation de lignées		Nombre de lignes observées(1)	Échelle de sensibilité au froid (2)				
			A	B	C	D	E
Témoin	*Cappelle-Desprez*	10	4	4	2		
Numéros T_4	*265-7*	19		4	7	5	3
	331-6	20			6	6	8

(1) Chaque ligne avait 30 plantes au départ.
(2) Cette échelle correspond à des critères utilisés très généralement pour l'étude de la résistance au froid.
A = dégâts sur extrémités des feuilles.
B = feuilles entièrement détruites sur la moitié des plantes.
C = feuilles entièrement détruites sur toute la ligne, 4 à 5 plantes mortes.
D = 10 à 15 plantes mortes.
E = toute la ligne détruite.

Dans cette expérience, le témoin était représenté par 10 lignes provenant de grains récoltés en mélange. Au contraire, chaque ligne d'un mutant correspondait à la descendance d'une seule plante de la génération T_4. Le tableau 4 montre pour les mutants, une sensibilité au froid plus forte. L'ordre entre les lignées (*265-7*) et (*331-6*) est d'ailleurs le même qu'à Chaux-des-Prés. De plus, rappelons que la lignée *265-7* est restée homogène tandis que la lignée (331-6) s'est disjointe. Dans ces conditions, il est utile de préciser que la lignée (*331-6-10*) se situait dans la classe C et la lignée (*331-6-17*) dans la classe E du tableau 4.

2. *Semis de serre après traitements vernalisants*

Ces recherches ont porté sur *Cappelle-Desprez* normal et son mutant (*265-7*), sur *Starke* normal et son mutant (*1402*) et sur 2 variétés de printemps *Peko* et *Rex* prises comme témoin.

Pour chaque lignée, on a réalisé, en chambres climatisées à 10°C et 8 heures d'éclairement journalier, 9 traitements vernalisants allant de 1 à 9 semaines. Ils ont été échelonnés dans le temps pour se terminer tous à la même date, le but étant

(1) Variété *Alex* très sensible : note zéro.
(2) Variété *Alsace* très résistante : note dix.

de les placer en serre le même jour dans les conditions suivantes : température de 18°C et éclairement continu.

Les observations ont porté sur le nombre de jours écoulés de la fin des traitements vernalisants à l'épiaison. Le tableau 5 donne l'ensemble des résultats obtenus tandis que les figures 1 et 2 les présentent respectivement pour *Cappelle-Desprez* et *Starke*. On constate que le mutant (*265-7*) de *Cappelle-Desprez* se situe, en ce qui concerne le type de développement, à mi-chemin entre la variété de départ et les 2 variétés de printemps, tandis que le mutant de *Starke* est typiquement printemps.

TABLEAU 5

Comportement en serre des variétés et de leurs mutants après traitements vernalisants

Durée du traitement vernalisant (10°C et 8 h d'éclairement par 24 h) en semaines	Nombre de jours écoulés de la fin des traitements vernalisants à l'épiaison					
	Rex (1)	*Peko* (1)	*Cappelle-Desprez*		*Starke*	
			Variété	Mutant printemps	Variété	Mutant printemps
9	41	56	*58*	58	76	48
8	39	50	*58*	63	76	48
7	43	59	87	66	87	50
6	38	48	90	68	90	52
5	39	52	90	68	—	47
4	39	56	92	70	—	47
3	41	56	—	72	—	54
2	43	52	—	82	—	49
1	48	58	—	96	—	68

(1) Deux variétés de printemps.

III. — COMPORTEMENT GÉNÉTIQUE DES MUTANTS

Une première série de croisements a permis d'obtenir des hybrides entre les témoins et leurs mutants. Mais l'étude du caractère hiver-printemps exige des précautions particulières. Les générations F_1 et F_2 doivent être totalement vernalisées mais protégées des grands froids pour éviter toute perte de matériel et pour permettre en semis de printemps l'analyse du comportement de la descendance de chaque plante F_2.

Le tableau 6 donne les résultats de deux des croisements réalisés. Les tests χ^2, établis sur la base d'une hypothèse monofactorielle où les lignes non montées — donc du type hiver — correspondent au quart des lignées étudiées, permettent de penser que les deux croisements présentés mettent en jeu un seul gène majeur.

Par ailleurs, un croisement entre les lignées (*265-7*) et (*331-6-10*) analysé comme précédemment, montre que le gène en cause est le même pour les deux mutants. En

effet, toutes les descendances des plantes F_2, semées au printemps, ont monté de la même façon que les lignées parentales.

TABLEAU 6

Croisements des mutants avec leur témoin
Analyse du caractère hiver-printemps (1)

Nature du croisement	Total des lignes (1)	Nombre de lignes montées (2)	Nombre de lignes en disjonction	Nombre de lignes non montées (3)
A				
♀ *265-7* × *Cappelle*	119	37	56 (4)	26
B				
♀ *331-6-10* × *Cappelle*	186	57	81 (5)	48

(1) Chaque ligne correspond à la descendance d'une plante F_2.
La différenciation entre les lignées quant à la montée est basée sur les observations en pré-épiaison du 28-6-66.
(2) Toutes les plantes de la ligne sont montées.
(3) Aucune plante de la ligne n'est montée.
(4) A la récolte on a compté 529 plantes non épiées pour 1 183 plantes ayant produit au moins un épi.
(5) A la récolte on a compté 690 plantes non épiées pour 1 772 plantes ayant produit au moins un épi.
(4) et (5) Ces résultats mettent en évidence le caractère récessif du type hiver, sans vérifier pour autant l'hypothèse d'une disjonction 3 : 1.
Compte tenu des conditions d'expression du caractère hiver-printemps, ces données montrent qu'une analyse sur plantes F_2 est toujours délicate et justifient l'étude en F_3 résumée ci-dessus.

χ^2_1 à P 0,05 = 3,84

Hypothèse 1 : 3 — lignées non montées contre le reste

χ^2 pour le croisement A 0,63
χ^2 pour le croisement B 0,07

Quant au croisement entre les deux mutants issus de la même plante T_1, le mutant (*331-6-10*) précoce et le mutant (*331-6-17*) tardif, il a permis de préciser qu'en semis de printemps les descendances des plantes F_2 ne présentaient pas de disjonction visible de montée, mais offraient une disjonction évidente de précocité. Malgré la difficulté de faire des classes indiscutables, il a été possible d'isoler sur 80 lignes étudiées, 14 lignes homogènes et plus tardives. Bien que l'hypothèse monofactorielle ne soit pas démentie par le test χ^2 (2,4), il est prudent de ne pas en tirer de conclusion définitive.

IV. — LOCALISATION CHROMOSOMIQUE DES GÈNES MUTÉS

Pour localiser les gènes mutés, on a utilisé les monosomiques de *Chinese spring* et appliqué la méthode décrite par SEARS. Les monosomiques des 21 lignées de *Chinese spring* ont été pollinisées d'une part avec la variété *Cappelle-Desprez* et son mutant (265-7), d'autre part, avec la variété *Starke* et son mutant (*1402*).

Les hybrides à 41 chromosomes ont été semés à la mi-avril et les observations relatives aux types de développement effectuées fin juin. Toutes les plantes F_1 ont été classées en deux catégories, plantes montées et plantes herbacées ; les premières (P) sont considérées de type printemps, les secondes (H) de type hiver (tabl. 7). Toutefois, cette méthode ne permet de mettre en évidence que les gènes majeurs intervenant sur le développement.

TABLEAU 7

Types de développement des hybrides à 41 chromosomes obtenus en croisant les monosomiques de Chinese-spring *avec des variétés-hiver,* Starke *et* Cappelle-Desprez *et leurs mutants* (Starke (1402), Cappelle (265-7))

Nature des hybrides → / Lignées monosomiques femelles ↓	*Chinese spring* × *Starke*	*Chinese spring* × *Starke* muté (*1402*)	*Chinese spring* × *Cappelle-Desprez*	*Chinese spring* × *Cappelle-Desprez* muté (*265-7*)
5A	H	H	H	**P**
2D	H	**P**	P	P
5D	H	H	H	H
Les 18 autres lignées	P	P	P	P

Les semis furent réalisés les 12-4-65 et 20-4-66. Les plantes furent classées en plantes herbacées (type hiver = H) et en plantes montées (type printemps = P) les 1-7-65 et 24-6-66.

Pour la variété *Starke*, il existe 3 gènes hiver localisés sur les chromosomes 5A-2D et 5D. Son mutant (*1402*) n'en possède plus que 2. La mutation s'est donc opérée au niveau d'un gène situé sur le chromosome 2 D (tabl. 7).

Pour la variété *Cappelle-Desprez*, il n'existe que 2 gènes hiver localisés sur les chromosomes 5A et 5D. Son mutant (*265-7*) n'en possède plus qu'un seul. La mutation a donc eu lieu au niveau d'un gène situé sur le chromosome 5A (tabl. 7).

V. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette première série de résultats permet de formuler quelques remarques préliminaires relatives à l'aspect génétique ou physiologique des problèmes posés.

Pour les plantes supérieures, la recherche de mutants répondant à un but désiré est souvent incertaine car elle est limitée par les méthodes de détection. Inversement, dans cette expérience, la mise en évidence de mutants concernant le développement, parmi des milliers d'individus, est facilitée par le semis au printemps de grains T_2 issus de deux variétés d'hiver traitées par des mutagènes chimiques. Quant au carac-

tère espéré, sa dominance est incomplète et son expression fluctue notamment selon la date de semis, l'époque d'observation et les critères de notation. Il engendre de ce fait une double situation : l'une défavorable, ce type de mutant étant généralement rare, l'autre propice car le phénotype recherché recouvre à la fois des génotypes homozygotes et hétérozygotes vis-à-vis du gène muté.

La technique utilisée s'est révélée féconde. En effet, sur les 3 gènes majeurs qu'il était possible de faire muter et qui sont localisés sur les chromosomes 5A, 2D et 5D, nous avons enregistré des résultats positifs pour les 2 premiers : la variété *Cappelle-Desprez* a muté au niveau du chromosome 5A et la variété *Starke* au niveau du chromosome 2D (tabl. 7).

Toutefois, le but étant très précis (obtention d'une lignée de printemps morphologiquement identique à la variété de départ en semis d'automne), nous avons peut-être évincé des mutants intéressants sur le plan théorique.

Rien ne prouve en effet qu'une mutation de « type printemps » sur le chromosome 5D n'ait pas provoqué, par pléïotropie, des modifications morphologiques suffisamment importantes, pour entraîner en T_3, l'élimination du mutant.

De plus, en opérant de la sorte, nous avons pu rejeter des phénotypes complexes comme celui qui caractérise la lignée (*331-6-17*). Cette dernière est de « type printemps » comme sa sœur (*331-6-10*) mais elle est en outre, tardive, courte, tallant peu et très sensible au froid (tabl. 2 et 4). Elle n'a donc échappé à une élimination précoce qu'en raison de l'impossibilité de se prononcer avec certitude, sur la hauteur de ses chaumes avant la T_4.

L'origine de ces phénotypes complexes peut être notamment attribuée :

— à une pléïotropie due à un seul gène,

— à un très petit remaniement chromosomique,

— à une double mutation affectant par exemple deux gènes consécutifs, ou deux petits remaniements non liés,

— ou à un croisement fortuit entre mutants géniques ou chromosomiques, au niveau de la T_1.

En ce qui concerne la lignée (*331-6-17*) et compte tenu de la disjonction observée, on peut rejeter les deux premières éventualités, car elles supposent : soit l'impossibilité d'une disjonction entre les caractères en jeu (premier cas), soit une possibilité extrêmement faible de *crossing over* dans le secteur chromosomique muté (deuxième cas). La troisième hypothèse, quel que soit le sens de la mutation (récessif vers dominant ou inversement), et quelle que soit la localisation des deux mutations (sur la même paire chromosomique, ou sur deux paires chromosomiques différentes) présuppose une disjonction en T_2 et la présence dès la T_3 de lignées homogènes du phénotype (*331-6-17*). Celles-ci n'ayant pas été observées, même en T_4, on est en droit, sans éliminer cette troisième éventualité, de supposer quelle est peu probable. La quatrième hypothèse est, par contre, plus vraisemblable ; elle explique en effet l'apparition tardive de lignées homogènes du phénotype (*331-6-17*) mais nécessite une mutation dans le sens récessif vers dominant. Dans le cas contraire, le génotype hétérozygote de la T_2 n'aurait pas été décelable. Compte tenu de cette hypothèse, il est logique de penser à une hybridation naturelle au niveau de la T_1 entre deux gamètes mutés : l'un porteur du caractère printemps, l'autre du caractère court tardif. Ces deux mutations seraient également pléïotropiques. La première entraîne-

rait une sensibilité au froid et la seconde une modification du tallage sans compter un éventuel accroissement de la sensibilité au froid. Le terme tardiveté ne définit présentement qu'un phénotype dont l'origine peut être un gène mineur de développement. Il existe en effet des blés de printemps qui doivent leur tardiveté à des gènes mineurs de « type hiver ». Dans le cas de la lignée (*331-6-17*), il est possible que le mode de détection utilisé pour sélectionner le type de développement « printemps », tout en éliminant les lignées nettement « hiver », ait permis de mettre en évidence le type « printemps tardif » résultat d'une interaction entre gène de précocité-tardiveté, et gène mineur de développement.

Pour localiser ces gènes mutés et, parallèlement, mieux les identifier et les analyser, nous entreprenons des croisements entre les 2 mutants (*331-6-10*) et (*331-6-17*) et les monosomiques de *Chinese spring*,

Ces faits posent le problème de la stérilité induite par les agents mutagènes et de l'importance des hybrides naturels pour une plante comme le blé qui est pratiquement autogamme dans nos conditions de culture. Il est aisé de se prémunir contre tout croisement intervariétal ou interspécifique par un isolement géographique ; par contre, l'éventualité d'hybrides naturels entre plantes T_1, malgré les observations sur orges ([1]), ne doit pas être écartée si l'autofécondation des plantes T_1 n'est pas réalisée systématiquement. En T_2, ce phénomène perturbe l'analyse du taux de mutations soit en le diminuant si le caractère muté est récessif soit en l'augmentant si le caractère recherché est dominant ou incomplètement dominant comme dans le cas présent. Ce phénomène intervient également au cours des stades ultérieurs de la sélection tantôt en retardant cette dernière si le croisement s'est produit avec une plante normale, tantôt en créant des hybrides complexes comme nous venons de le voir pour la lignée (*331-6*).

Au terme de cette étude, il est nécessaire d'insister sur l'intérêt de la mutagenèse pour les recherches de physiologie relatives aux plantes supérieures. Seule la mutation, quand la détection est facile, rend possible l'obtention rapide d'un matériel favorable à la connaissance du mode d'action des gènes, puisque toute chose étant égale par ailleurs, le mutant ne se différencie souvent du génotype d'origine que par un seul gène ou un petit remaniement chromosomique. De plus, des croisements entre mutants permettent d'associer deux gènes et d'en préciser l'interaction dans le cadre du génotype de la variété de départ.

Partant de ces considérations, il est permis d'affirmer que la mutation de « type de développement » située sur le chromosome 5A de *Cappelle-Desprez* est pléïotropique. En effet, la diminution de résistance au froid qui en est solidaire ne peut pas être attribuée à l'environnement génotypique dans le cas du mutant (*265-7*).

Quant à la différence entre le mode d'action des gènes de développement situés sur les chromosomes 5A et 2D, il est difficile d'affirmer qu'elle a uniquement pour origine l'action spécifique de ces deux gènes ; l'interaction de ceux-ci avec les géno-

([1]) FERRARY (communication personnelle). Des grains de la variété d'orge *Cérès*, traités au MSE à 1/400 pendant 24 heures à la température de 24°C, ont été semés en lignes alternées avec des grains issus d'un mélange de variétés porteuses de caractères dominants jouant le rôle de marqueurs génétiques. La floraison de ces variétés, échelonnée dans le temps, a fourni un abondant pollen durant la floraison des plantes T_1 de *Cérès*. Malgré une stérilité de 54 p. 100 déterminée sur les épis T_1 de *Cérès*, une seule plante s'est révélée hybride parmi les 10 000 plantes T_2 examinées.

Par contre, parmi la descendance de grains de *Triticum vulgare* (var *Chinese Spring*) traités au M. S. E à 1/300 (24 h à 23°C) et semés en lignes alternées avec du *Secale Cereale* (var. *Petkus*), on a compté 1 plante hybride Ble × Seigle pour 1000 plantes observées.

types de *Cappelle-Desprez* et de *Starke* ne pouvant pas être prise en considération. Ce n'est que dans la mesure où l'on fera muter le gène situé sur le chromosome 5A de *Starke* que l'incertitude tombera.

En conclusion, il a été possible de faire muter chez deux variétés de blé d'hiver deux gènes intéressant le type de développement. Ils sont localisés sur les chromosomes 5A et 2D et correspondent à deux comportements physiologiques différents. Par ailleurs, l'analyse des lignées mutantes a mis en lumière le rôle de la stérilité induite par les agents mutagènes sur le calcul du taux des mutations et la complexité de certains phénotypes observés.

Reçu pour publication en mars 1967.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. CORNU, DALEBROUX, FERRARY, GOTTSCHALK, HESLOT, KOLLER, VINCENT, pour l'aide et les conseils qu'ils nous ont apportés.

SUMMARY

STUDY OF MUTANTS OF DIFFERENT « DÉVELOPMENTAL TYPES » ISOLATED IN VARIETIES OF SOFT WINTER WHEAT.

From two pure winter varieties of *T. Vulgare*, « Cappelle-Desprez » and « Starke », several alternativity mutants were induced with chloro-2 ethyl methane sulfonate (0,09 p. 100) and EMS (0,3 p. 100).

In fall sowing, all the mutants but one showed the same morphological characteristics as the originalvarieties. The aberrant mutant, obtained from *Cappelle-Desprez*, was shorter than the control and showed also more lateness and more frost sensitivity.

In spring sowing, the controls remained herbaceous but the mutants went to maturity in a normal fashion. The unique *Starke* alternativity mutant showed a typical spring development, while the *Cappelle-Desprez* mutants were much less typically springlike. For each line studied, the genetics of the mutation was found to be monofactorial.

Crosses between *Chinese spring* monosomic and both mutants and their controls showed that the site concerned is located on chromosome 5A in *Cappelle* and on chromosome 2D in *Starke*.

The experiment reveals (i) the role of induced sterility due to mutagenic treatments and (ii) the importance of natural hybridization giving rise to complex phenotypes and impairing the screening of mutations.

RÉFÉRENCES BILBLIOGRAPHIQUES

P. DOMMERGUES, J. GILLOT 1964 et 1966. *Comparaison des effets de différents agents mutagènes par l'étude de la mutagénèse de quelques plantes types.* EUR 1610 f. et EUR 2715 f.

FEDOROV A., 1966. The caracter of hybrids resulting from crossing different developmental types of spring wheats, alternating wheats and winter wheats. *Fifth yugoslav symposium on research in wheat.* NOVI SAD june 12 to 18, 1966.

FERRARY R., Communication personnelle sur les croisements entre T_1 d'orge (voir note au bas de la page 11).

GOTTSCHALK W., 1964. Eine Gruppe pleiotroper Gene mit weitgehend übereinstimmenden Wirkungs spektren ein neuer Fall von Polymerie bei *Pisum*. *Radiation Bot.*, **4**, 267-274.

GOTTSCHALK W., 1964. Die Wirkung mutierter Gene auf die morphologie und funktion pflanzticher Organe *Bot. Studien*, **14**, 1-359.

HESLOT H., FERRARY R., LEVY R., MONARD C., 1959. Recherches sur les substances mutagènes (halogéno-2-éthyl) : aminés, dérivés oxygénés du sulfure de *bis*-(chloro-2-éthyle), esters sulfoniques et sulfuriques. *C. R. Acad. Sci.*, **248**. 729-732.

SEARS G. R., 1953. Nullisomic analysis in common wheat. *Amer. Naturalist*, **89**, 245-262.

VINCENT A., GOUJON C., 1964. Résistance au froid chez le blé. I. Association entre vernalisation et résistance par endurcissement. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (1), 39-56.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (2), 207-210.

MISE AU POINT D'UNE MÉTHODE DE COMPTAGE DES CHROMOSOMES CHEZ LES ARBRES FRUITIERS A NOYAU

G. SALESSES

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye

INTRODUCTION

Plusieurs méthodes sont ordinairement utilisées chez les arbres fruitiers à noyau pour les dénombrements chromosomiques : écrasement après coloration à la nigrosine ou à l'orcéine, méthode de Thomas, méthode des coupes après inclusion ... Ces techniques donnent des résultats assez inégaux et, en général, ne permettent pas un comptage précis et rapide.

Afin de réaliser un programme d'hybridations interspécifiques entre individus à nombre chromosomique différent, il nous a paru bon, pour pouvoir suivre par la cytogénétique et de façon précise l'évolution des hybrides synthétisés, de mettre au point une méthode plus satisfaisante.

Chez les arbres fruitiers à noyau, les chromosomes sont de très petite taille, assez difficilement colorables ; de plus, les étalements en couche monocellulaire, du fait d'un cytoplasme très dense, se réalisent avec difficulté.

Les comptages étaient réalisés le plus souvent sur de très jeunes feuilles ou sur extrémités de pousses en croissance : ce matériel n'était observable, de ce fait, que pendant un laps de temps court.

Par contre, l'observation sur des pointes de racine peut se réaliser pendant la majeure partie de l'année : en effet, les techniques de bouturage offrent d'assez bonnes possibilités, tant au stade herbacé qu'au stade ligneux. C'est donc sur méristèmes radiculaires que nous avons travaillé.

LA MÉTHODE

A — *Préfixation*

Dès leur prélèvement, les jeunes racines sont plongées dans une solution aqueuse d'α-monobromo-naphtalène à 1cm³ pour 50 cc pendant 2 heures, à température ordinaire ; la contraction des chromosomes est alors très prononcée, ce qui facilite les comptages surtout chez les individus à nombre chromosomique élevé.

B — *Fixation*

Rincées soigneusement à l'eau distillée, les racines sont placées dans un tube contenant de l'alcool acétique (3 : 1) et y sont maintenues à 4°C environ pendant 20 heures au moins.

C — *Coloration*

Après rinçage à l'alcool 70° et à l'eau distillée, il est procédé à une hydrolyse dans l'acide chlorhydrique normal à 59°C. La coloration elle-même est réalisée en laissant au moins 2 h 1/2 les racines dans le réactif de Schiff. L'intensité de cette coloration est sous la dépendance du temps d'hydrolyse ; aussi, un essai systématique fut-il réalisé avec des temps de 3 à 35 minutes. L'intensité de coloration très faible à 3 minutes atteint un palier à 15 minutes ; cependant, au-delà de 20 minutes, on note souvent une détérioration des cellules. Les meilleurs résultats sont obtenus entre 10 et 15 minutes.

D — *Macération*

L'écrasement réalisé dans une goutte d'acide acétique à 45 p. 100 donne une coloration des chromosomes et un étalement assez mauvais ; la densité du cytoplasme semble en être la cause. Plusieurs procédés de macération ont été essayés ; l'utilisation d'une solution de pectinase, seule, nous a donné de bons résultats : amélioration de la coloration et étalement très convenable. Il est difficile de donner des chiffres précis quant à la teneur des solutions à utiliser : de bons résultats ont été notés avec une solution à 1 p. 100 de pectine estérase (ROHM et HAAS) et à 20 p. 100 de pectinase (N. B. C.) : le premier produit est à préférer.

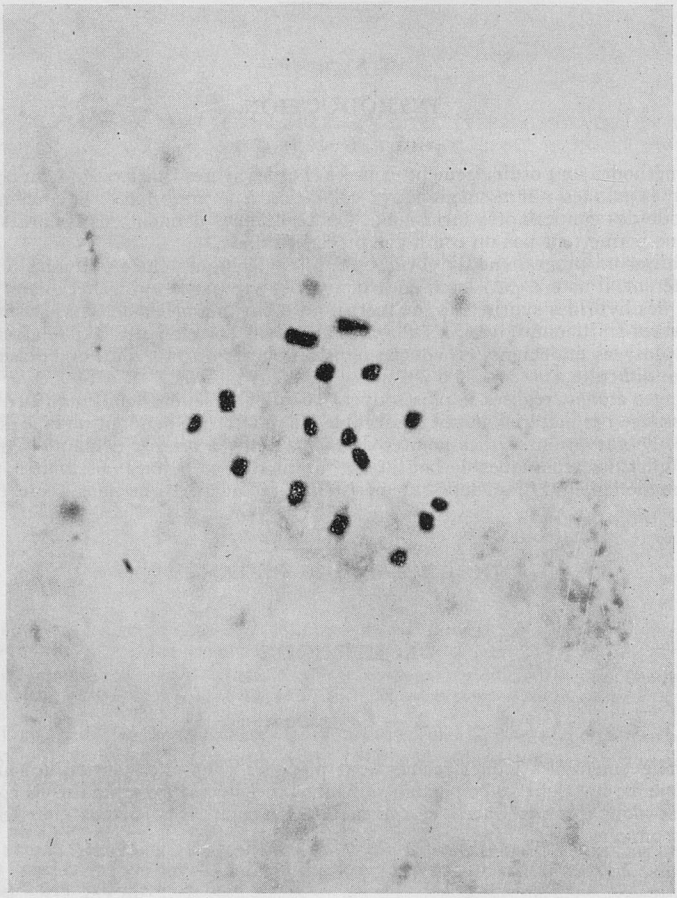


FIG. 1. — *Prunus persica*, $2n = 16$
(× 2000)

Les racines sont maintenues, après coloration dans la fuschine et rinçage soigneux à l'eau distillée dans la solution de pectinase pendant environ 40 minutes à 35°C, puis 1 à 2 heures à la température du laboratoire. Au sortir de la pectinase, les racines peuvent être utilisées en écrasements de façon classique. Elles peuvent être conservées pendant une journée au frigorifique à 4°C. L'action de la pectinase varie, d'une part avec la température, d'autre part avec le pH : celui-ci doit être assez acide (4 à 5) pour éviter une détérioration des cellules et surtout des chromosomes.

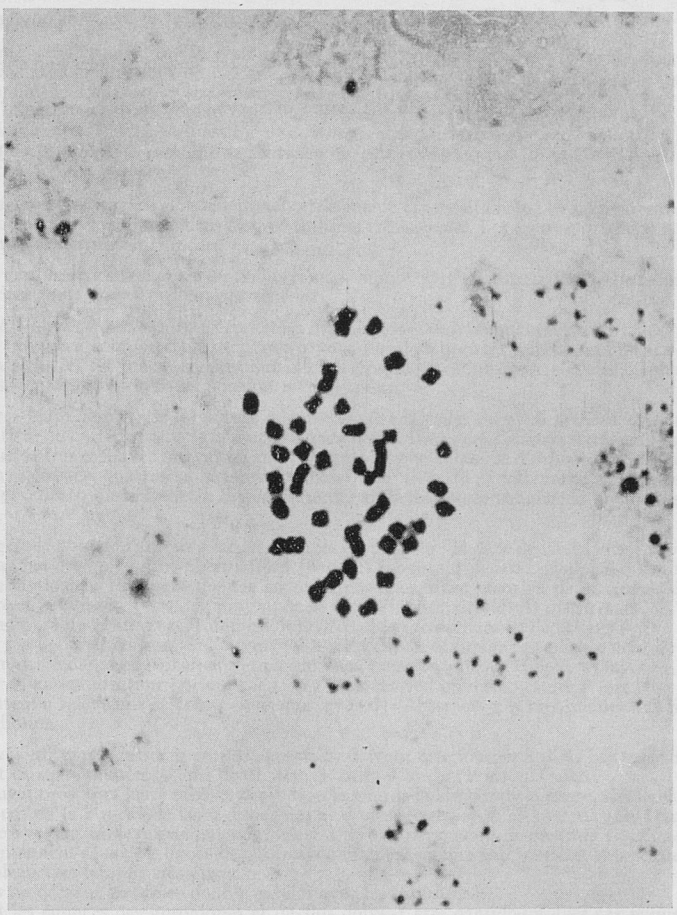


FIG. 2. — Hybride *P 332* × *P 31*, $2n = 40$
(×2000)

CONCLUSION.

La méthode des écrasements Feulgen utilisée donne pour la plupart des plantes de bons résultats : très bonne coloration et bons étalements. L'emploi d'une solution de pectinase, seule, a permis son utilisation chez les arbres fruitiers à noyau, à petits chromosomes et cytoplasme très dense.

Cette méthode classique améliorée et mise au point pour les arbres fruitiers permettra des dénombrements précis et rapides.

Reçu pour publication en février 1967.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

EMSWELLER S. L., STUART Neil W., 1944. Improving smear techniques by the use of enzymes. *Stain Technol*, **19**, 3, p. 109-114.

HILLARY B. B., 1940. Use of the Feulgen reaction in cytology. I. Effect of fixations on the reactions. *Bot. Gaz.*, **101**, p. 276-300.

HILLARY B. B., 1940. Use of the Feulgen reaction in cytology. II. New techniques and special applications. *Bot. Gaz.*, **102**, p. 225-235.

MCKAY, HAZEL H., CLARKE Alfred E., 1946. The use of enzymes in the preparation of root tips smears. *Stain Technol.*, **21**, 3.

STUART, Neil W., EMSWELLER S. L., 1943. Use of enzymes to improve cytological techniques. *Science*, **98**, 569-70.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et *al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

Le Directeur de la Publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1967.

Dépôt légal : 3e trimestre 1967. N° d'impression : 841.

MINISTÈRE de l'AGRICULTURE
Station
d'Arboriculture
Fruitière
d'Angers
I. N. R. A.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 17 1967 NUMÉRO 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (3), 215-227.

25 OCT. 1967

MOYENNES DES POPULATIONS TÉTRAPLOÏDES

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La vigueur des populations tétraploïdes, estimée par les moyennes des valeurs génotypiques, est étudiée à l'aide d'un modèle où les interactions alléliques sont définies de façon statistique.

La dépression due à la consanguinité est particulièrement étudiée, et les résultats obtenus se généralisent facilement à une population panmictique non à l'équilibre, qui apparaît comme une population consanguine particulière.

INTRODUCTION

Les résultats obtenus par KEMPTHORNE, relatifs à l'étude des moyennes dans les populations diploïdes ont permis une étude générale de l'évolution des variétés synthétiques chez les diploïdes. (GALLAIS, 1967 *a* et *b*).

L'étude par le même modèle de l'évolution des variétés synthétiques chez les tétraploïdes, a nécessité le développement d'une génétique quantitative des populations tétraploïdes.

Les études de WRIGHT (1938), de FISHER (1949), de KEMPTHORNE (1957) concernent surtout l'évolution du *coefficient de consanguinité* et *la composition génotypique* des populations sous un système de reproduction particulier. DEMARLY (1963) étudie l'évolution des populations tétraploïdes *sous autofécondation et sous panmixie*, mais, comme les auteurs précédents, sans pondérer chaque génotype, ou chaque type de structures génotypiques.

BUSBICE et WILSIE (1966) ont montré expérimentalement que le coefficient de consanguinité F ne suffit pas à caractériser la vigueur d'une population consanguine et propose un modèle tenant compte des *interactions entre allèles*. Mais le modèle proposé par ces auteurs n'est sans doute pas le plus général qui soit (GALLAIS, 1967 *a*) et est difficilement applicable à des populations panmictiques non à l'équilibre où la fréquence allélique peut être limitée.

Un des buts des études de génétique quantitative appliquée à l'amélioration des plantes allogames doit être l'appréciation de la *vigueur moyenne* d'un ensemble

d'individus. L'intérêt de l'*étude des moyennes* a été montrée chez les diploïdes. La difficulté de cette étude chez les tétraploïdes était dans l'attribution d'un poids à un génotype particulier.

Le modèle de KEMPTHORNE (1955) montre comment, à partir des interactions moyennes entre allèles, estimées dans la population, il est possible d'apprécier la valeur génotypique d'un individu et par là, de la population, *sans aucune hypothèse restrictive* sur les effets génétiques.

Pour la simplicité des calculs, dans l'étude présente, les hypothèses suivantes sont faites :

1. La population considérée est caractérisée par m allèles A_1, A_2, ..., A_m au locus A, de fréquences respectives p_1, p_2, ..., p_m.

La généralisation des résultats à l loci est alors directe en supposant l'*absence de linkage et d'épistasie*. (GALLAIS 1967 *a*).

L'influence générale du linkage et de l'épistasie a été discutée chez les diploïdes. Le linkage augmente la part de certaines interactions épistatiques.

2. Toute population consanguine sera considérée comme dérivant d'une population panmictique à l'équilibre *sans sélection* artificielle ou naturelle.

3. Le paramètre α de séparation pseudo-équationnelle sera considéré comme égal à zéro. Il varie de 0 à 2/7 (DEMARLY, 1963), cette hypothèse conduira donc à une légère sous-estimation des associations entre allèles identiques.

I. — STRUCTURE ET MOYENNE D'UNE POPULATION TÉTRAPLOÏDE CONSANGUINE

1. *Les situations d'identité chez un individu autotétraploïde*

En n'attachant aucune importance à la provenance des allèles, pour caractériser les différentes classes de répartition des loci d'un individu, considérons un individu $A_iA_jA_kA_l$ avec i, j, k, l quelconques. Le tableau 1 montre toutes les relations d'identité possibles entre ces 4 allèles.

TABLEAU I

Les différentes situations d'identité

Situation d'identité	Probabilité
$i \equiv j \equiv k \equiv l$	P_0
$i \equiv j \equiv k,\ l$	P_1
$i \equiv j,\ k \equiv l$	P_2
$i \equiv j,\ k,\ l$	P_3
$i,\ j,\ k,\ l$	P_4

La façon dont se réalisent ces différentes situations d'identité a été développée par BOUFFETTE (1966) dans le cas de biallélisme.

Le coefficient de consanguinité F chez les tétraploïdes est toujours défini comme

la probabilité d'obtenir, par tirage au hasard, 2 allèles identiques. D'où par application du théorème des probabilités totales et composées, la relation :

$$\boxed{F = P_0 + 1/2\ P_1 + 1/3\ P_2 + 1/6\ P_3} \qquad (1)$$

avec de plus la relation évidente

$$P_0 + P_1 + P_2 + P_3 + P_4 = 1$$

2. *Évolution sous autofécondation des situations d'identité*

Sous autofécondation, les relations de récurrence relative à la *fréquence des situations d'identité*, avec $\alpha = 0$, sont identiques à celles relatives aux fréquences génotypiques, établies par DEMARLY (1963), dans le cas de 4 allèles :

$$\begin{aligned}
P_{0(n+1)} &= P_{0(n)} + 1/4\ P_{1(n)} + 1/18\ P_{2(n)} + 1/36\ P_{3(n)} \\
P_{1(n+1)} &= 1/2\ P_{1(n)} + 4/9\ P_{2(n)} + 2/9\ P_{3(n)} \\
P_{2(n+1)} &= 1/4\ P_{1(n)} + 1/2\ P_{2(n)} + 1/4\ P_{3(n)} + 1/6\ P_{4(n)} \\
P_{3(n+1)} &= 1/2\ P_{3(n)} + 4/6\ P_{4(n)} \\
P_{4(n+1)} &= 1/6\ P_{4(n)}
\end{aligned}$$

Soit, en écriture matricielle :

$$[P_{(n+1)}] = \| G \|\ [P_n]$$

la matrice $\| G \|$ est la matrice d'autofécondation, et P les vecteurs des situations d'identité. La résolution de $\| G^n \|$ se ramène à celle d'une matrice 4×4 avec 4 arcines caractéristiques :

$$\lambda_1 = 1/6,\ \lambda_2 = 1/2,\ \lambda_3 = 5/6,\ \lambda_4 = 1/6$$

d'où les composants principaux de la fréquence, relatifs à chaque racine caractéristique :

$$\begin{aligned}
C_1 &= P_4 \\
C_2 &= 1/2\ P_3 + P_4 \\
C_3 &= 3/6\ P_1 + 4/6\ P_2 + 5/6\ P_3 + 6/6\ P_4 \\
C_4 &= 1/2\ P_1 - 4/6\ P_2 + 1/6\ P_3
\end{aligned}$$

avec

$$C_{(n+1)} = \lambda_i\ C_{(n)} \quad \text{d'où} \quad C_{(n)} = \lambda_i^n\ C_{(0)}$$

Chaque composant principal diminue à chaque génération de la fraction λ ; chacun d'eux exprime une relation entre fréquences qui a une signification génétique. En particulier :

1° $C_1 = P_4$ représente la fréquence de la situation d'indépendance totale (i, j, k, l) ; P_4 diminue donc de 1/6 à chaque génération d'autofécondation, c'est-à-dire $P_{4(n+1)} = 1/6\ P_{4(n)}$, ce qui est évident.

2° C_3 a aussi une signification importante et peut s'écrire compte tenu de l'expression de F :

$$\boxed{C_3 = 1 - F}$$

A chaque génération d'autofécondation la probabilité de tirer 2 allèles non identiques est multipliée par 5/6. De cette relation se déduit immédiatement :

$$1 - F_n = (1 - F_0)\ (5/6)^n$$

3° C_4 exprime une relation de symétrie et s'écrit :

$$C_4 = F - (P_0 + P_2)$$

qui diminue de 1/6 à chaque génération d'autofécondation.

La résolution des équations de récurrence conduit finalement à $\| G^n \|$

TABLEAU 2

Résolution des équations de récurrence relatives aux fréquences des situations d'identité
Matrice $\| G^n \|$. (DEMARLY (1963)

	$P_{1(0)}$	$P_{2(0)}$	$P_{3(0)}$	$P_{4(0)}$
$P_{1(n)}$	$(1/6)^n + (5/6)^n$	$1/3\{(5/6)^n - (1/6)^n\}$	$1/6(1/6)^n - (1/2)^n + 5/6(5/6)^n$	$(1/6)^n - 2(1/2)^n + (5/6)^n$
$P_{2(n)}$	$3/8\{(5/6)^n - (1/6)^n\}$	$1/2\{(5/6)^n + (1/6)^n\}$	$-1/8(1/6)^n - 1/2(1/2)^n 5/8(5/6)^n$	$1/4(1/6)^n - (1/2)^n + 3/4(5/6)^n$
$P_{3(n)}$	0	0	$(1/2)^n$	$2\{-(1/6)^n + (1/2)^n\}$
$P_{4(n)}$	0	0	0	$(1/6)^n$

$P_{0(n)}$ s'obtient facilement en complémentant à 1 chaque colonne de la matrice. d'où

$$F_n = P_{0(n)} + 1/2\ P_{1(n)} + 1/3\ P_{2(n)} + 1/6\ P_{3(n)}$$

soit

$$F_n = 1 - [(1/2\ P_{(0)} + 2/3\ P_{2(0)} + 5/6\ P_{3(0)} + P_{4(0)}]\ (5/6)^n$$

$$F_n = 1 - (1 - F_0)\ (5/6)^n$$

ce que la relation donnée par l'expression de C_3 permetrait d'obtenir directement Si au départ $F_0 = 0$

$$F_n = 1 - (5/6)^n \quad \text{et} \quad P_{4(n)} = (1/6)^n$$

3. *Structure d'une population tétraploïde consanguine*

Une population peut être parfaitement caractérisée par les proportions des 5 structures génotypiques, monogéniques, digéniques (simplex et duplex), trigéniques et tétragéniques. D'où avec les 4 allèles *i, j, k, l* différents entre eux :

$$
\begin{aligned}
A_iA_iA_iA_i &= \sum_i [P_0P_i + P_1p_i^2 + P_2p_i^2 + P_3p_i^3\ P_4p_i^4] \\
A_iA_iA_iA_j &= \sum_{ij} [P_1p_ip_j + P_3p_i^2p_j + P_4p_i^3p_j] \\
A_iA_iA_jA_j &= \sum_{ij} [P_2p_ip_j + P_3(p_i^2p_j + p_j^2p_i) + P_4p_i^2p_j] \qquad (2) \\
A_iA_iA_jA_k &= \sum_{ijk} [P_3p_ip_jp_k + P_4p_i^2p_jp_k] \\
A_iA_jA_kA_l &= \sum_{ijkl} [P_4p_ip_jp_kp_l]
\end{aligned}
$$

La structure génotypique d'une population tétraploïde peut s'écrire sous forme vectorielle (Y. DEMARLY 1963). Soit S ce vecteur colonne à 5 éléments :

$$
S = \begin{bmatrix} A_iA_iA_iA_i \\ A_iA_iA_iA_j \\ A_iA_iA_jA_j \\ A_iA_iA_jA_k \\ A_iA_jA_kA_l \end{bmatrix} \qquad (3)
$$

Les allèles étant différents entre eux, connaissant les fréquences de chaque allèle et les probabilités des différentes situations d'identité, S est parfaitement déterminé.

4. *Moyennes des populations tétraploïdes* (1)

La valeur d'un génotype quelconque $A_iA_jA_kA_l$ peut s'écrire sous la forme (GALLAIS 1967 *a*).

$$y_{ijkl} = \mu + A + D + T + Q \qquad (4)$$

avec

μ = moyenne de la population panmictique à l'équilibre
$A = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l$ somme des effets additifs
$D = \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl}$ somme des interactions de 1er ordre
$T = \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl}$ somme des interactions de 2e ordre
$Q = \delta_{ijkl}$ interaction de 3e ordre.

Soit Y le vecteur ligne, « poids » des différentes structures

$$Y = [y_{iiii}, y_{iiij}, y_{iijj}, y_{iijk}, y_{ijkl}]$$

La moyenne de la population a alors pour expression :

$$\mu_{(1)} = S\,Y \qquad (5)$$

Chaque élément de Y est remplacé par sa valeur en fonction des paramètres du modèle (4). Par exemple :

$$
\begin{aligned}
y_{iiii} &= \mu + 4\,\alpha_i + 6\,\beta_{ii} + 4\,\gamma_{iii} + \delta_{iiii} \\
y_{iiij} &= \mu + 3\,\alpha_i + \alpha_j + 3\,\beta_{ii} + 3\,\beta_{ij} + 4\,\gamma_{iii} + 3\,\gamma_{ijj} + \delta_{iiij} \\
y_{iijj} &= \mu + 2\,\alpha_i + 2\,\alpha_j + \beta_{ii} + \beta_{jj} + 4\,\beta_{ij} + 2\,\gamma_{iij} + 2\,\gamma_{ijj} + \delta_{iijj}
\end{aligned}
$$

(1) Ce calcul serait simplifié par le calcul des moyennes sous chaque situation d'identité (GILLOIS, 1964). Ce raisonnement plus élégant n'a pas été utilisé pour mieux faire ressortir le problème de la pondération des structures.

Or par construction du modèle :

$$\begin{aligned} E(\alpha_i) &= \sum_i p_i\alpha_i &= 0 \\ E(\beta_{ij}) &= \sum_{i,j} p_ip_j\beta_{ij} &= 0 \\ E(\gamma_{ijk}) &= \sum_{i,j,k,} p_ip_jp_k\gamma_{ijk} &= 0 \\ E(\delta_{ijkl}) &= \sum_{i,j,k,l} p_ip_jp_kp_j\delta_{ijkl} &= 0 \end{aligned}$$

De même, dans chaque situation d'identité, dès qu'une interaction, quel que soit son ordre, fait intervenir deux allèles dont l'un est indépendant des autres, sa moyenne est nulle. Par exemple,

$P_1\ E\ (\gamma_{iij}) = 0$, car d'après la notation symbolique de KEMPTHORNE (GALLAIS, 1967 *a*) :

$$\gamma_{iij} = U_i^2U_j\ (\Sigma p_sA_s)$$

avec

$$U_j = (A_i - \Sigma p_sA_s)\ \Sigma p_sA_s)$$
$$\Sigma p_jU_j = 0$$

Seules les interactions du type $\beta_{ii}, \gamma_{iii}, \delta_{iiii}$ et δ_{iijj} ont une moyenne non nulle. Les 3 premiers types forment les interactions rencontrées chez l'homozygote, nous parlerons d'*interactions nulliplex*, et, par analogie δ_{iijj} sera appelée *interaction duplex*.

Il en résulte une simplification du produit (5), d'où :

$$\mu_{(1)} = \mu + (6\ P_0 + 3\ P_1 + 2\ P_2 + P_3)\ E\ (\beta_{ii}) + (4\ P_0 + P_1)\ E\ (\gamma_{iii}) + P_0\ E\ (\delta_{iiii}) + P_2\ E\ (\delta_{iijj})$$

ce qui peut encore s'écrire d'après (1)

$$\boxed{\mu_{(1)} = \mu + 6F\ E\ (\beta_{ii}) + (4P_0 + P_1)\ E\ (\gamma_{iii}) + P_0\ E\ (\delta_{iiii}) + P_2\ E\ \delta_{iijj}} \qquad (6)$$

$(P_0 + 1/4\ P_1)$ représente un paramètre non défini jusque-là : la probabilité d'avoir des associations entre 3 allèles identiques parmi toutes les associations trialléliques.

A une génération d'autofécondation donnée (n), F, P_0, P_1 et P_2 peuvent être connus (tabl. 2) en fonction des conditions initiales. Avec 4 paramètres caractérisant les interactions alléliques, s'ajoutent donc les 4 paramètres définissant la situation initiale. Si ces derniers sont inconnus, 8 paramètres sont donc à estimer : il faudra 8 générations d'autofécondation pour les estimer.

Par contre, si les conditions initiales sont définies, par exemple $F_0 = 0$, 4 générations d'autofécondation permettront d'estimer les valeurs moyennes des 4 types d'interaction.

Ainsi sous cette hypothèse ($F_0 = 0$) dès la première génération d'autofécondation :

$$P_0 = P_1 = 0$$
$$P_2 = F = 1/6$$

d'où

$$\mu_{(I_1)} = \mu + E(\beta_{ii}) + 1/6\, E(\delta_{iijj}) \qquad (7)$$

Dans le cas général, lorsque le nombre de générations d'autofécondation devient grand, P_1 et P_2 tendent vers zéro et F et P_0 tendent vers l'unité. A la limite, la population consanguine est formée par l'ensemble des lignées homozygotes.

$$\mu_{(I_\infty)} = \mu + \sum_i p_i(4\alpha_i + 6\beta_{ii} + 4\gamma_{iii} + \delta_{iiii})$$

comme

$$\sum_i p_i\alpha_i = 0$$

$$6\sum_i p_i\beta_{ii} + 4\sum_i p_i\gamma_{iii} + \sum_i p_j\delta_{iiii} = D_0$$

exprime par rapport à la population panmictique de départ la perte de vigueur maximum due à l'autofécondation : $\mu_{(I_\infty)} - \mu = D_0$.

Discussion des résultats.

Les coefficients de la moyenne de chaque type d'interaction de l'expression (6) expriment à une génération donnée la fréquence de ces types d'interaction. La figure 1 montre cette évolution avec $F_0 = 0$.

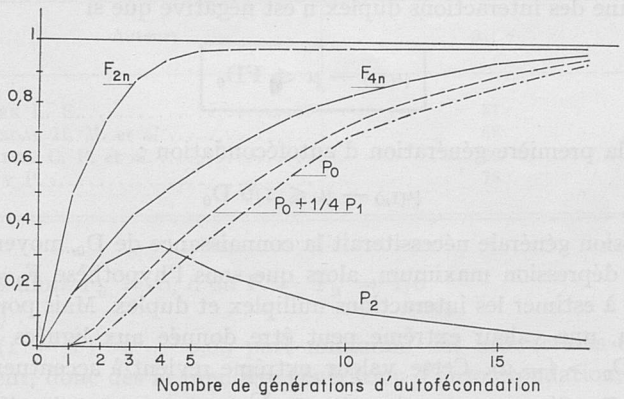


FIG. 1. — *Évolution comparée de* P_0, P_2, F_{4n}, F_{2n}, *sous autofécondation avec au départ* $F_0 = 0$

A partir de la 3e génération, F, $(P_0 + 1/4\ P_1)$ et P_0 ont des courbes très parallèles, ces 3 coefficients tendent vers l'unité lorsque le nombre de générations d'autofécondation devient grand. Par contre P_2 passe par un maximum à la 3e génération.

La dépression maximale a pour expression :

$$D_0 = 6\sum_i p_i\beta_{ii} + 4\sum_i p_i\gamma_{iii} + \sum_i p_i\delta_{iiii}$$

d'où

$$FD_0 = F\left(6\sum_i p_i\beta_{ii}\right) + F\left(4\sum_i p_i\gamma_{iii}\right) + F\left(\sum_i p_i\delta_{iiii}\right)$$

or

$$F > P_1 + 1/4\,P_1 > P_1$$

Dans l'expression de $\mu_{(I_n)}$, la part des interactions nulliplex est donc telle que

$$F\left(6\sum_i p_i\beta_{ii}\right) + \left(P_0 + 1/4P_1\right)\left(4\sum_i p_i\gamma_{iii}\right) + P_0\left(\sum_i p_i\delta_{iiii}\right) > FD_0$$

β_{ii}, γ_{iii}, δ_{iiii} et D_0 étant négatifs, d'où

$$\boxed{\mu_{(I_n)} > \mu + FD_0 + P_2\,E\,(\delta_{iijj})} \qquad (8)$$

FD_0 représente la chute de vigueur sur la base du coefficient de consanguinité. Chez les diploïdes en effet :

$$\mu_{(I_n)} = \mu + F_{(2n)}\,D_0$$

la chute de vigueur expliquée par F est donc au maximum de $F_{(4n)}\,D_0$ chez les autotétraploïdes, c'est-à-dire 1/6 soit 16 p. 100 de la dépression maximale à la première génération d'autofécondation, avec $F_0 = 0$. Or, pour les interactions duplex. il est possible d'écrire :

$$\mu_{(I_n)} - (\mu + FD_0) > P_2\,E\,(\delta_{iijj})$$

La moyenne des interactions duplex n'est négative que si

$$\boxed{\mu_{(I_n)} - \mu \leqslant FD_0} \qquad (9)$$

c'est-à-dire à la première génération d'autofécondation :

$$\mu_{(I_n)} - \mu \leqslant 1/6\,D_0$$

La discussion générale nécessiterait la connaissance de D_0, moyenne des lignées homozygotes, dépression maximum, alors que sous l'hypothèse $F_0 = 0$, 4 générations suffisent à estimer les interactions nulliplex et duplex. Mais pour l'étude de la 1re génération, une valeur extrême peut être donnée aux lignées homozygotes : $\mu_{(I_\infty)} - \mu = D_0 > (-\mu)$. Cette valeur extrême revient à accentuer le poids de F coefficient de D_0. Si avec cette situation $P_2\sum_{i,j} p_ip_j\delta_{iijj}$ reste négatif, c'est-à-dire si

$$\boxed{1/6\quad E(\delta_{iijj}) < \mu_{(1_1)} - \mu(1 - F) \leqslant 0} \qquad (10)$$

cela indiquera une influence très forte des interactions duplex et d'autant plus forte que ce biais sera important. Comme D_0 représente la dépression maximum, nous pouvons écrire :

$$(-\mu) < D_0 < E(\delta_{iiii}) \leqslant E(\delta_{iijj})$$

Si les interactions duplex ont une influence importante dans la chute de vigueur à la 1re génération d'autofécondation, les moyennes des paramètres β_{ii} et δ_{iijj} seront telles que :

$$\begin{array}{llll} -1/6\ \mu < 1/6 & E(\delta_{iijj}) & < (\mu_{(I_1)} - \mu) + 1/6\ \mu \leqslant 0 \\ -1/6\ \mu < & E(\beta_{ii}) & < (\mu_{(I_1)} - \mu) + 1/6\ \mu \leqslant 0 \end{array}$$

L'inégalité (9) montre d'une façon plus générale que si la dépression observée est supérieure à celle attendue sur la base du coefficient de consanguinité, cette déviation ne peut être due qu'aux interactions duplex. Aux premières générations d'autofécondation, *la chute de vigueur sera donc d'autant plus marquée que le poids de ces interactions sera fort.* La courbe de P_2 (fig. 1) montre que cette influence sera de plus en plus faible à partir de la 4e génération.

La perte de vigueur au cours des premières générations peut donc apporter des informations sur l'importance des interactions duplex.

Application.

D'après les données de KIRK, TYSDAL, BUSBICE et WILSIE (1966) et celles de GUY sur luzerne, la vigueur moyenne de la première génération d'autofécondation en pourcentage des populations de départ montre une chute moyenne de 25 p. 100 : $\mu_{I1} - \mu = 0{,}25$.

TABLEAU 3

Rendement moyen des lignées en Ire génération d'autofécondation en % rendement de la population de départ

Auteurs	$\mu_{(I_1)}$
KIRK L. E.	81
TYSDAL H. M. et *al.*	68
WILSIE C. P. et *al.*	69
GUY P.	78

Supposons alors $F_0 = 0$, d'où $F = P_2 = 1/6$
et d'après (10) :

$\mu_{(I_1)} - \mu(1 - F) = -0{,}09$ part minimum des interactions duplex dans la chute de vigueur, donc dès la première génération d'autofécondation, nous pouvons déduire que :

$$\begin{array}{llll} -0{,}16 < 1/6 & E(\delta_{iijj}) & < -0{,}09 \\ -0{,}16 < & E(\beta_{ii}) & < -0{,}09 \end{array}$$

Une seule génération d'autofécondation suffit donc à situer l'importance des interactions duplex. Chez la luzerne, cet exemple portant sur une moyenne d'un grand nombre de données, montre que ces interactions peuvent expliquer une grande part de la chute de vigueur.

Le modèle proposé doit donc permettre d'estimer la fréquence et le poids des différents types d'interaction alléliques chez un tétraploïde. De telles informations permettront de définir quelles sont en sélection les structures à rechercher et le moyen d'y arriver. L'évolution des populations consanguines en régime de panmixie sera un exemple d'étude d'évolution des structures.

II. — STRUCTURE ET MOYENNE D'UNE POPULATION PANMICTIQUE

1. *Structure de la population des gamètes*

a) *A l'équilibre.*

La structure d'une population panmictique dépend de la structure de la population de gamètes qui lui ont donné naissance. Chez les tétraploïdes, ces gamètes peuvent porter, à un locus, deux allèles A_i et A_j. Soit x_{ij} la fréquence du type gamétique A_iA_j,la population des gamètes peut alors s'écrire :

$$\sum_{i,j} x_{ij}A_iA_j$$

d'où la structure de la population, obtenue par combinaison au hasard de tous les types gamétiques possibles au locus A, avec les m allèles A_1A_2, ..., A_m,

$$\left(\sum_{i,j} x_{ij}A_iA_j\right)^2$$

Dans le cas où la population est à l'équilibre, si p_1, p_2, ..., p_m dont les fréquences respectives des allèles A_1A_2, ..., A_m :

$$x_{ij} = p_ip_j$$

Les deux allèles portés par un gamète A_iA_j peuvent être de même nature, *isoactifs* d'après la définition de Gillois (1965), ou différents ; dans le premier cas nous parlerons de gamètes *homogènes*, et dans le second de gamètes *hétérogènes*. A l'équilibre la population de gamètes homogènes aura donc pour expression

$$\sum_i p_i^2\, A_i\, A_i$$

et celle des gamètes hétérogènes

$$\sum_i \sum_{j \neq i} p_ip_jA_iA_j$$

b) *Cas général.*

Considérons une population panmictique dérivée d'une population consanguine caractérisée par son coefficient de consanguinité F. La probabilité d'identité des deux allèles n'est pas détruite dès la première génération de panmixie comme chez les diploïdes, car à chaque génération de panmixie, à la méiose, deux allèles identiques chez un individu se retrouveront avec la probabilité 1/3 dans un gamète par le seul fait du hasard (Demarly, 1963).

Or la probabilité d'avoir deux allèles identiques chez un individu est la définition du coefficient de consanguinité.. Une population panmictique dérivée d'une population consanguine est donc une population consanguine particulière telle que :

$$F_n = 1/3\ F_{n-1}$$

d'où le coefficient de consanguinité à la n^{ieme} génération de panmixie

$$\boxed{F_n = (1/3)^n F_0}$$

Un gamète homogène, sous panmixie est alors réalisé par deux événements exclusifs :

— les deux allèles peuvent être identiques et dans ce cas ils le sont avec la probabilité F,

— les deux allèles peuvent être isoactifs mais indépendants avec la probabilité (1 — F).

La probabilité d'avoir un gamète homogène A_iA_i est donc :

$$(1 - F)p_i^2 + Fp_i$$

et celle d'avoir un gamète hétérogène : $A_i{}^2A_j$

$$(1 - F)p_ip_j$$

D'une façon plus générale nous écrirons que la population des gamètes a pour structure :

$$\sum_{i,j}\left[\left(1 - F\right)p_ip_j + \theta_{ij}Fp_i\right]A_iA_j$$

avec

$$\begin{aligned}\theta_{ij} &= 1 \quad \text{si} \quad i = j\\ &= 0 \quad \text{si} \quad i = 0\end{aligned}$$

Si F = 0, c'est le cas précédent (*a*) où il y avait équilibre. Au niveau des gamètes chez les tétraploïdes en panmixie, se retrouve donc ce qui était valable pour les populations diploïdes consanguines.

2. *Structure d'une population tétraploïde panmictique*

D'après ce qui précède, une population panmictique aura pour structure le développement de :

$$\left\{\sum_{i,j}\left[\left(1 - F\right)p_ip_j + \theta_{ij}Fp_i\right]A_iA_j\right\}^2$$

soit en fonction des 5 formes génotypiques possibles :

$$A_iA_iA_iA_i = \sum_i\left[F^2p_i^2 + 2F(1 - F)p_i^3 + (1 - F)^2p_i^4\right]$$

$$A_iA_iA_iA_j = \sum_{ij}\left[2F(1 - F)p_i^2p_j + (1 - F)^2p_i^3p_j\right]$$

$$A_iA_iA_jA_j = \sum_{ij}\left[F^2p_ip_j + 2F(1 - F)(p_i^2p_j + p_ip_j^2) + (1 - F)^2p_i^2p_j^2\right]$$

$$A_iA_iA_jA_k = \sum_{ijk}\left[2F(1 - F)p_ip_jp_k + (1 - F)^2p_i^2p_jp_k\right]$$

$$A_iA_jA_kA_l = \sum_{ijkl}\left[(1 - F)^2p_ip_jp_kp_l\right]$$

avec les mêmes conditions de sommation que pour une population consanguine ; les allèles, i, j, k, et l étant différents entre eux.

Cette *structure est donc celle d'une population tétraploïde consanguine* ou :

$$P_{0(n+1)} = P_{1(n+1)} = 0$$

$$\boxed{\begin{aligned} P_{2(n+1)} &= F_n^2 \\ P_{3(n+1)} &= 2F_n(1 - F_n) \\ P_{4(n+1)} &= (1 - F_n)^2 \end{aligned}}$$

Les relations :

$$P_0 + P_1 + P_2 + P_3 + P_4 = 1$$

et

$$P_{0(n+1)} + 1/2P_{1(n+1)} + 1/3P_{2(n+1)} + 1/6P_{3(n+1)} = F_{(n+1)}$$

sont toujours vérifiées avec $F_{(n+1)} = 1/3\ F_n$.

A l'équilibre, quand n, nombre de générations de panmixie devient grand, F tend vers zéro de même que P_2 et P_3 ; par contre P_4 tend vers l'unité.

3. *Moyennes et évolution au cours des générations de panmixie*

D'après les résultats relatifs aux moyennes des populations consanguines comme $P_0 = 0$ et $P_2 = F_n^2$, il résulte que μ_n moyenne de la population à la n^{ieme} génération de panmixie a pour expression :

$$\boxed{\mu_n = \mu + F_n\ 6\,E(\beta_{ii}) + F_{n-1}^2\ E(\delta_{iijj})}$$

avec

$$F_n = (1/3)^n F_0$$

F_0 étant le coefficient de consanguinité de la population de départ.

A l'équilibre, comme $F_\infty = 0$, $\mu_\infty = \mu$ ce qui est logique puisqu'il n'y a pas eu sélection.

La vigueur d'une population consanguine ne peut donc qu'augmenter au cours des générations de multiplication, en l'absence de toute sélection (fig. 2). L'équilibre est atteint de façon asymptotique, alors que chez les diploïdes, avec les mêmes hypothèses, il était atteint dès la première génération de multiplication panmictique.

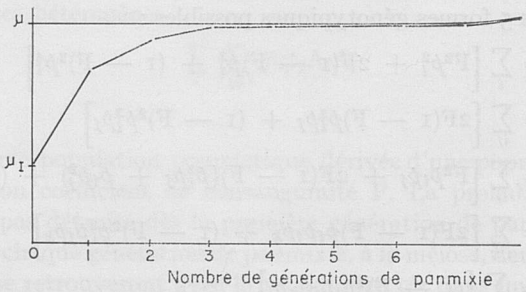


FIG. 2. — *Évolution de la vigueur d'une population consanguine multipliée en panmixie*

Quant à l'influence des interactions sur la vigueur, il est facile de voir que l'*influence des interactions duplex deviendra vite négligeable.*

Ces résultats seront d'un grand intérêt pour l'étude de l'évolution de la vigueur des variétés chez les tétraploïdes en fonction du nombre de parents et du coefficient de consanguinité moyen des populations de départ. Le modèle proposé peut aussi s'appliquer à toute structure génétique (hybride simple, hybride double) multipliée en panmixie.

Reçu pour publication en décembre 1966.

SUMMARY

MEANS OF TETRAPLOID POPULATIONS

Means of inbred and random mating tetraploid populations are studied by using KEMPTHORNE's model (1955) where allelic interactions are statistically defined.

In inbred populations, the nulliplex and duplex interactions determine theoretical vigor. Duplex interactions in particular can explain rapid decline in vigor in first generations of selfing. The inbreeding coefficient has no direct effect on theoretical expression of vigor, and is inadequate.

Random mating populations derived from inbred populations can be considered as particular inbred populations. In succeeding generations of random mating, vigor can only increase in an asymptotic manner up to an equilibrium value. Duplex interactions are of minor importance in theoretical expression of vigor of random mating populations not at equilibrium.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUFFETTE A. R., 1966. Aspects probabilistes de la Génétique des tétraploïdes. *Séminaire Math. appliquées Université de Lyon.*

BUSBICE TH., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in tetraploïd with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 1, 52-67.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et Amélioration des plantes. *Thèse Fac. Sci. Paris, Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

FISHER R. A., 1949. *Theory of inbreed'ng*, Oliver and Boyd, London, 120 p.

GALLAIS A., 1967 *a*. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**. = 1967 *b*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. Sous panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3.

GALLAIS A., GUY P. Effet de l'inbreeding chez *Medicago sativa* L. et *Dactylis glomerata* L (Données non publiées).

GILLOIS M., 5964. *La relation d'identité en génétique.* Thèse Fac. Sci. Paris.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlations between relatives in random mating populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 60-78.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduct'on to genetic statistics.* J. Wiley and Sons, New York, 545.

WRIGHT S., 1938. Distribution of gene freqencies in populations of polyploïds. *Proc. nation. Acad. Sci.*, **24**, 372-377.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (3), 229-241.

MODÈLE POUR L'ÉTUDE DES EFFETS GÉNÉTIQUES

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le modèle statistique de KEMPTHORNE relatif à la décomposition de la valeur génotypique est présenté en vue de son utilisation pour l'étude de la vigueur des populations allogames diploïdes et tétraploïdes. L'étude théorique de la perte de vigueur due à la consanguinité chez les diploïdes est présentée comme une application de ce modèle.

INTRODUCTION

Dans l'amélioration des plantes allogames et en particulier des plantes fourragères, il est souvent nécessaire de multiplier plusieurs fois les générations hybrides par suite de l'impossibilité actuelle de les produire à grande échelle. Des populations améliorées sont alors créées et multipliées pendant un nombre limité de générations.

Que ces populations améliorées soient de véritables variétés synthétiques ou la multiplication d'hybrides, il faut savoir quelles seront *leurs lois d'évolution* et surtout *prévoir leur vigueur* afin d'agir en conséquence. Pour résoudre ce problème, il importe de savoir donner un poids à chaque génotype compte tenu de sa structure probable. Certains éléments de génétique quantitative au niveau de la population sont nécessaires.

Les études classiques de génétique des populations portent surtout sur l'évolution des fréquences génotypiques ou du coefficient de consanguinité. Elles conduisent à caractériser *la structure génotypique* d'une population, mais non la vigueur, *moyenne* obtenue par pondération des génotypes. Cette moyenne, ainsi définie, peut pourtant être considérée comme une *estimation de la vigueur* de la population.

KEMPTHORNE (1954) a présenté un modèle très général d'estimation des valeurs génotypiques en tenant compte de la *nature des allèles* présents et de leurs *interactions*.

Dans ce modèle, en dehors de *l'absence de sélection* naturelle ou artificielle, les hypothèses ne sont pas restrictives en ce qui concerne le multiallélisme, l'épistasie et le linkage. Le problème du linkage a été résolu par SCHNELL (1961).

Ce modèle et son application aux populations diploïdes sont présentés comme une introduction à l'étude théorique des variétés synthétiques chez les diploïdes et chez les tétraploïdes, dans le cas de panmixie parfaite.

LE SYMBOLISME DE KEMPTHORNE

1. *Cas des populations diploïdes*

a) *Décomposition factorielle de la valeur génotypique* :

La composition génotypique d'une population diploïde, *panmictique à l'équilibre*, dans laquelle existent à un locus A, m allèles $A_1, A_2, \ldots, A_m$, avec des fréquences respectives $p_1, p_2, \ldots p_m$, s'obtient par le développement de :

$$(p_1 A_1 + p_2 A_2 + \cdots + p_m A_m)^2 = [p_1^2 A_1 A_1 + \cdots + 2p_1 p_2 A_1 A_2 + \cdots]$$

C'est une expression généralisée de la loi de HARDY WEINBERG, d'où se déduit la fréquence de chaque génotype. Sous forme condensée, ce développement s'écrit

$$\left(\sum_s p_s A_s\right)^2 = \left(\sum_i p_i^2 A_i A_i + \sum_i \sum_{j \neq i} p_i p_j A_i A_j\right)$$

où $\sum_s p_s A_s$ représente la population des types gamétiques possibles et $\left(\sum_s p_s A_s\right)^2$ représente la combinaison au hasard de ces types gamétiques.

En attribuant une valeur à chaque génotype, dans ce développement nous obtenons la valeur moyenne μ de la population. Il est donc possible d'écrire

$$\left(\sum_s p_s A_s\right)^2 = \mu, \text{ moyenne de la population panmictique.}$$

Considérons alors un génotype quelconque de structure $A_i A_j$, sa valeur génotypique peut s'écrire d'une façon très générale par analogie avec la décomposition factorielle *utilisée en statistique* :

$$\boxed{y_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}}$$

α_i est l'*effet moyen centré de l'allèle* A_i *en combinaison avec tous les autres* (c'est la notion d'aptitude générale à la combinaison réduite à un allèle).

$$\alpha_i = \sum_j p_j y_{ij} - \mu$$

avec :

$$\mu = \sum_i \sum_j p_i p_j y_{ij}$$

β_{ij} est l'effet d'interaction entre les allèles i et j ou effet moyen de dominance entre les allèles A_i et A_j, mesuré dans la population.

$$\beta_{ij} = y_{ij} - \alpha_i - \alpha_j - \mu$$

Les espérances mathématiques des paramètres α_i et β_{ij} sont nulles.

$$E(\alpha_i) = \sum_i p_i \alpha_i = 0$$

$$E(\beta_{ij}) = \sum_{ij} p_i p_j \beta_{ij} = 0$$

b) *Interprétation des paramètres* α_i et β_{ij}.

Il est possible de donner une *interprétation en termes de génétique des populations* des paramètres α_i, α_j, β_{ij}.

1. *Signification de* α_i.

Soit un individu de génotype $A_i A_j$. La descendance de cet individu après un croisement avec la population aura pour constitution le développement de

$$(\tfrac{1}{2} A_i + \tfrac{1}{2} A_j)(\sum p_s A_s) = \tfrac{1}{2} A_i (\sum p_s A_s) + \tfrac{1}{2} A_j (\sum p_s A_s)$$

En attribuant une valeur à chaque descendant, cela représente la valeur moyenne de sa descendance en fécondation libre.

De même considérons tous les individus portant l'allèle A_i, cet ensemble peut se symboliser : $(\sum p_s A_s)$.

Comme précédemment, en pondérant chaque génotype, ce développement conduit à l'*expression* de l'effet non centré de A_i ; l'effet centré de A_i aura pour expression

$$\alpha_i = A_i (\sum p_s A_s) - (\sum p_s A_s)^2 = (A_i - \sum p_s A_s)(\sum p_s A_s)$$

2. *Signification de* β_{ij}.

En généralisant cette écriture, symboliquement, la relation suivante est vérifiée :

$$A_i A_j = (\sum p_s A_s)^2 + (A_i - \sum p_s A_s)(\sum p_s A_s) + (A_j - \sum p_s A_s)(\sum p_s A_s) + (A_i - \sum p_s A_s)(A_j - \sum p_s A_s)$$

Chaque terme représente une population particulière d'individus. En remplaçant chaque structure génotypique obtenue par le développement de chaque terme, par la valeur génotypique correspondante, cette expression devient, d'après ce qui précède :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

avec :

$$\mu = (\sum p_s A_s)^2$$
$$\alpha_i = (A_i - \sum p_s A_s)(\sum p_s A_s)$$
$$\alpha_j = (\sum p_s A_s)(A_j - \sum p_s A_s)$$
$$\beta_{ij} = (A_i - \sum p_s A_s)(A_j - \sum p_s A_s)$$

D'une façon générale et symbolique, résultant des principes précédents en posant :

$$U_i = (A_i - \sum p_s A_s)$$

il résulte :

$$\alpha_i = U_i \sum p_s A_s$$
$$\alpha_j = U_j \sum p_s A_s$$
$$\beta_{ij} = U_i U_j$$

d'où :

$$\sum_i p_i U_i = \sum_i p_i A_i - \sum_s p_s A_s = 0,$$

et en conséquence :

$$\sum_i p_i \alpha_i = 0$$

$$\sum_{ij} p_i p_j \beta_{ij} = 0$$

L'expression des paramètres α_i, α_j, β_{ij}, en fonction de U_i et U_j rappelle, d'une façon condensée et symbolique, comment ils ont été définis dans la population panmictique.

2. *Extension aux populations autotétraploïdes*

a) *Décomposition factorielle de la valeur génotypique.*

Pour un locus A, une *population panmictique* avec m allèles, A_1, A_2 ..., A_m, de fréquences respectives p_1, p_2, ..., p_m, aura pour composition génotypique *à l'équilibre*, le développement de

$$(p_1 A_1 + p_2 A_2 + \cdots + p_m A_m)^4 = \left(\sum_s p_s A_s\right)^4$$

puisque à l'équilibre tous les génotypes possibles représentent les arrangements avec répétition de m allèles pris 4 à 4, dans le cas de locus lié au centromère.

Comme chez les diploïdes en attribuant un poids à chaque génotype la moyenne de la population panmictique est alors :

$$\mu = (\sum p_s A_s)^4$$

La valeur y_{ijkl} d'un génotype quelconque $A_i A_j A_k A_l$ peut s'écrire d'une façon très générale par décomposition factorielle en envisageant toutes les relations possibles entre allèles.

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} + \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} + \delta_{ijkl}$$

— μ est la moyenne de la population panmictique à l'équilibre ;

— α_i est *l'effet moyen de l'allèle* A_i en combinaison avec tous les autres pris 3 à 3 y compris lui-même : c'est *l'analogue de l'effet principal*

d'où :

$$\boxed{\alpha_i = \sum_j \sum_k \sum_l p_j p_k p_l y_{ijkl} - \mu}$$

$$E(\alpha_i) = \sum_i p_i \alpha_i = 0$$

— β_{ij} représente *les interactions alléliques de 1er ordre,* au nombre de 6 dans un génotype, analogue des effets de dominance chez les diploïdes et qui se définissent à partir de la performance moyenne des combinaisons digéniques dans la population :

$$\beta_{ij} = \sum_k \sum_l p_k\, p_l\, y_{ijkl} - \alpha_i - \alpha_j - \mu$$

d'où : $$\sum_{ij} p_i\, p_j\, \beta_{ij} = 0$$

— γ_{ijk} représente *les interactions alléliques de 2e ordre,* au nombre de 4 dans un génotype et définies à partir de la performance moyenne des combinaisons trigéniques dans la population :

$$\gamma_{ijk} = \sum_l p_l\, y_{ijkl} - \beta_{ij} - \beta_{ik} - \beta_{jk} - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_k - \mu$$

d'où : $$\mathrm{E}\,(\gamma_{ijk}) = \sum_{ijk} p_i\, p_j\, p_k\, \gamma_{ijk} = 0$$

— δ_{ijkl} est *l'interaction allélique de 3e ordre, résiduelle* générale, définie dans la population

$$\delta_{ijkl} = y_{ijkl} - \gamma_{ijk} - \gamma_{ijl} - \gamma_{ikl} - \gamma_{jkl} - \beta_{ij} - \beta_{ik} - \beta_{il} - \beta_{jk} - \beta_{jl} - \beta_{jk} - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_k - \alpha_l - \mu$$

d'où : $$\mathrm{E}\,(\delta_{ijk}) = \sum_{ijkl} p_i\, p_j\, p_k\, p_l\, \delta_{ijkl} = 0$$

Chaque paramètre du modèle a été défini de façon statistique, comme sont définis *les effets principaux* et les interactions d'ordres divers dans une expérience factorielle qui dans ce cas serait *à 4 facteurs* et à *m niveaux* pour chaque facteur. Ces effets étant centrés par rapport à la moyenne générale, l'espérance mathématique de chaque paramètre est donc nulle.

b) *Signification des interactions* :

Il est possible de donner une *représentation de ces paramètres en tenant compte de la façon dont ils sont obtenus à partir de la population.*

(1). *Effet moyen α_i d'un allèle A_i* ; il s'identifie avec la performance moyenne de cet allèle, en combinaison avec tous les autres, et centré par rapport à la moyenne de la population. Tous les individus portant l'allèle A_i peuvent se symboliser :

$$A_i\,(\sum p_s\, A_s)^3$$

d'où en attribuant un poids à chaque génotype,

$$\alpha_i = A_i \left(\sum p_s A_s\right)^3 - \left(\sum p_s A_s\right)^4 = \left(A_i - \sum p_s A_s\right) \left(\sum p_s A_s\right)^3$$

avec $$U_i = \left(A_i - \sum p_s A_s\right)$$

$$\boxed{\alpha_i = U_i \left(\sum p_s A_s\right)^3}$$

(2). *Les interactions de 1er ordre* : elles se définissent à partir de la performance moyenne des associations $A_i A_j$ dans la population ; tous les individus portant A_i et A_j peuvent se symboliser

$$A_i A_j \left(\sum p_s A_s\right)^2$$

En attribuant un poids à chaque génotype, le développement de cette expression conduit à estimer *l'effet global de l'association* $A_i A_j$ dont il faut retrancher les effets principaux et la moyenne pour avoir l'expression de l'interaction, d'où

$$\beta_{ij} = A_i A_j \left(\sum p_s A_s\right)^2 - \left(A_i - \sum p_s A_s\right) \left(\sum p_s A_s\right)^3 - \left(A_j - \sum p_s A_s\right) \left(\sum p_s A_s\right)^3 - \left(\sum p_s A_s\right)^4$$

soit : $$\beta_{ij} = \left(A_i - \sum p_s A_s\right) \left(A_j - \sum p_s A_s\right) \left(\sum p_s A_s\right)^2$$

$$\boxed{\beta_{ij} = U_i U_j \left(\sum p_s A_s\right)^2}$$

expression symbolique qui n'a de sens qu'en effectuant son développement et en attribuant un poids à chaque génotype.

(3). *Les interactions de 2e ordre* γ_{ijk} : elles se définissent à partir de la performance moyenne des associations $A_i A_j A_k$ dans la population, tous les individus portant $A_i A_j A_k$ peuvent se symboliser :

$$A_i A_j A_k \left(\sum p_s A_s\right)$$

En reprenant le raisonnement précédent, il en résulte que :

$$\boxed{\gamma_{ijk} = U_i U_j U_k \left(\sum p_s A_s\right)}$$

(4). *L'interaction de 3e ordre* δ_{ijkl} : elle s'écrira alors symboliquement

$$\boxed{\delta_{ijkl} = U_i U_j U_k U_l}$$

Cette notation symbolique et sa signification ont été précisées, car elles ont l'avantage de simplifier le développement de certains calculs, particulièrement chez les autotétraploïdes.

3. *Généralisation à un nombre quelconque de loci et à un degré de polyploïdie quelconque*

KEMPTHORNE (1954) propose une généralisation de ce modèle à un nombre quelconque de loci en tenant compte *des effets d'épistasie* et quel que soit le niveau de polyploïdie.

Dans le modèle précédent, *les loci étaient considérés comme indépendants les uns des autres dans l'espace et dans leur relation.* Il est donc possible de sommer les effets correspondants; par exemple, chez les diploïdes, avec l loci, la valeur d'un génotype quelconque aura pour expression :

$$y_{ij} = \mu + \sum_l (\alpha_i^l + \alpha_j^l) + \sum_l \beta_{ij}^l$$

soit

$$\boxed{y_{ij} = \mu + A + D}$$

A représentant la *somme des effets moyens additifs.*
D représentant la somme des effets moyens de dominance.
Chez les tétraploïdes, la sommation des effets sur les l loci conduirait à :

$$\boxed{y_{ijkl} = \mu + A + D + T + Q}$$

avec A somme des effets moyens additifs
D somme des interactions de 1er ordre
T somme des interactions de 2e ordre
Q somme des interactions de 3e ordre

Dans le cas d'*absence d'épistasie et de linkage*, les résultats à un locus sont donc généralisables à un ensemble de loci.

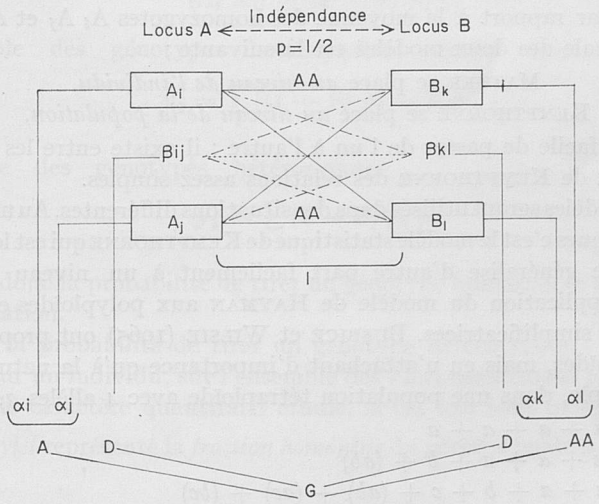


FIG. 1. — *Schéma de réalisation d'une valeur génotypique avec épistasie entre 2 loci*

I { Interactions dominance × dominance DD ·····
Interactions additif × additif AA ————
Interactions additif × dominance AD —·—·—

Dans le cas d'*effets épistatiques*, mais toujours avec *absence de linkage* il s'introduit chez les diploïdes des interactions ;

additivité × additivité ou AA
additivité × dominance ou AD
dominance × dominance ou DD

si l'on considère toutes les interactions possibles dans un ensemble de l loci pris 2 à 2 (Fig. 1). La généralisation est évidente, d'où sous forme condensée ; l'expression de la valeur G d'un génotype :

$$G = \mu + A + D + AA + AD + DD + AAA + \cdots$$

ou

$$G = \mu + A + D + I$$

avec I, effets globaux d'épistasie

4. *Discussion des effets génétiques. — Utilisation du modèle*

Le modèle de KEMPTHORNE (1954) diffère du modèle de MATHER-HAYMAN (1949) en ce sens que les *effets géniques sont définis de façon statistique.*

Dans le cas de multiallélisme HAYMAN a proposé le modèle suivant : pour les homozygotes $A_i\,A_i$:

$$y_{ii} = a_i$$

et pour les hétérozygotes $A_i\,A_j$:

$$y_{ij} = 1/2\,(a_i + a_j) + d_{ij}$$

a_i et a_j représentent la valeur réelle des génotypes $A_i\,A_i$ et $A_j\,A_j$. d_{ij} représente la *dominance* au sens classique du terme, mesurée comme la déviation de la valeur de l'hétérozygote par rapport à la moyenne des homozygotes $A_i\,A_j$ et $A_j\,A_j$. La différence fondamentale des deux modèles est la suivante ;

MATHER se place *au niveau de l'individu.*
KEMPTHORNE se place *au niveau de la population.*

Mais, il est facile de passer de l'un à l'autre : il existe entre les paramètres de MATHER et ceux de KEMPTHORNE des relations assez simples.

Ces deux modèles seront utilisés dans des situations différentes. Au niveau des populations panmictiques c'est le modèle statistique de KEMPTHORNE qui est le mieux adapté.

Ce modèle se généralise d'autre part facilement à un niveau de polyploïdie quelconque. L'application du modèle de HAYMAN aux polyploïdes est très délicate sans hypothèses simplificatrices. BUSBICE et WILSIE (1965) ont proposé un modèle chez les tétraploïdes, mais en n'attachant d'importance qu'à la nature des interactions. Par exemple, dans une population tétraploïde avec 4 allèles a, b, c, d :

$$y(aaaa) = a + a + a + a$$
$$y(aaab) = a + a + a + b + (ab)$$
$$y(aabc) = a + a + b + c + (ab) + (ac) + (bc)$$
$$y(abcd) = a + b + c + d + (ab) + (ac) + (ad) + (bc) + (bd) + (cd) + (abc) + (abd) + (bcd) + (acd) + (abcd)$$

Ce modèle ne tient pas compte des interactions entre allèles identiques c'est-à-dire du type (*aa*), (*aaa*) et (*aaaa*). De même, il néglige toutes les interactions de 2e et 3e ordre où figurent les allèles identiques c'est-à-dire (*aab*), (*aabb*) et (*aaab*). Cela conduit donc à écrire que les structures *aaab* et *aabb* ont même valeur génotypique moyenne.

Pour faire le moins d'hypothèses sur la nature et l'importance des différentes interactions chez un autotétraploïde nous n'avons pas retenu ce modèle qui, de plus a l'inconvénient d'être plus difficile à manipuler.

ÉTUDE DES MOYENNES DANS LES POPULATIONS DIPLOÏDES CONSANGUINES

Dans cette étude, les hypothèses suivantes sont faites :

1. La reproduction en consanguinité porte sur une seule population, et au cours des générations il n'y a pas de sélection naturelle ou artificielle ; si l'inbreeding cesse, la panmixie est parfaite.

2. L'étude est relative à un ensemble de loci indépendants par leur *position* et leur *action*, c'est-à-dire qu'il n'y a ni linkage, ni épistasie.

Cette hypothèse n'est faite que pour la simplicité des calculs.

Sous la première hypothèse, la structure de la population à un locus A, s'exprime en fonction de F, coefficient de consanguinité, et des fréquences p_i de chaque allèle A_i.

La fréquence d'un génotype homozygote $A_i\ A_i$ est :

$$(A_i\ A_i) = (1 - F)\ p_i^2 + F\ p_i$$

et celle d'un génotype hétérozygote A_iA_j en tenent compte de l'origine des allèles :

$$(A_i\ A_j) = (1 - F)\ p_i\ p_j$$

L'ensemble des génotypes homozygotes s'écrira donc :

$$y_0 = \sum_i [(1 - F)\ p_i^2 + F\ p_i]$$

et l'ensemble des génotypes hétérozygotes

$$y_1 = \sum_{i,j} (1 - F)\ p_i\ p_j$$

y_0 représente donc la probabilité de tirer un génotype homozygote au locus considéré dans la population.

y_1 représente la probabilité de tirer un génotype hétérozygote.

Donc, pour un individu, sur l'ensemble des l loci constituant le génome ou intervenant dans le caractère quantitatif étudié, si ces loci sont indépendants :

$Y_0 = \sum_l y_0^l/l$ représente la *fraction homogène* du génome ou de la partie de génome considéré ;

$Y_1 = \sum_l y_1^l/l$ représente *la fraction hétérogène* du génome ou de la partie de génome considéré (fig. 2).

Les expressions de Y_0 et Y_1 ne se simplifient que sous l'hypothèse d'équifréquence des allèles aux différents loci considérés.

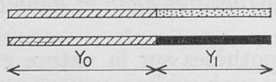


FIG. 2. — *Structure probable du génome*
Y_0 proportion de loci homozygotes
Y_1 proportion de loci hétérozygotes

Le raisonnement peut être fait à un locus dans une population et étendu à un ensemble de loci indépendants. Mais, les fractions respectives de zones homogènes et de zones hétérogènes ne renseignent qu'approximativement sur la moyenne de la population, ou vigueur, laquelle dépend du poids de chaque génotype, donc des interactions entre allèles, supposées variables suivant les loci considérés.

Pour un locus la valeur génotypique s'écrit :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

Comme la structure d'une population à un instant donné est :

$$\sum_{ij} [(1 - F)\, p_i\, p_j + \theta_{ij}\, F\, p_i]\, A_i\, A_j$$

où :

$$\theta_{ij} = 1 \quad \text{si} \quad i \equiv j$$
$$= 0 \quad \text{si} \quad i \neq j$$

il en résulte que la moyenne à une génération quelconque (I_n), caractérisée par F_n, est :

$$\mu_{(I_n)} = \sum_{ij} [(1 - F_n)\, p_i\, p_j + \theta_{ij}\, F_n\, p_i]\, (\mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij})$$

Or :

$$\sum_i \sum_j [(1 - F_n)\, p_i\, p_j + \theta_{ij}\, F_n\, p_i] = 1$$

$$\sum_j [(1 - F_n)\, p_i\, p_j + \theta_{ij}\, F_n\, p_i] = p_i$$

fréquence de l'allèle A_i, et d'après les relations

$$\sum_i p_i\, \alpha_i = 0$$

et :

$$\sum_{ij} p_i\, p_j\, \beta_{ij} = 0$$

l'expression de $\mu_{(I_n)}$ se simplifie et se réduit à :

$$\mu_{(In)} = \mu + \sum_i \sum_j \theta_{ij}\, F_n\, p_i\, \beta_{ij}$$

d'où :

$$\boxed{\mu_{(In)} = \mu + F_n \sum_i p_i\, \beta_{ii}}$$

ce qui est la relation établie par KEMPTHORNE (1957).

β_{ii} est le résidu de dominance chez l'homozygote $A_i A_i$; c'est l'interaction entre les effets de 2 allèles identiques. La valeur d'un génotype homozygote $A_i A_i$ ne renseigne pas sur le poids de l'allèle A_i, mais sur l'effet global des 2 allèles.

Si le coefficient de consanguinité est égal à l'unité, c'est-à-dire si les lignées sont homozygotes, ce qui correspond à un nombre élevé de générations d'autofécondation (> 6) :

$$\mu_{(I_\infty)} = \mu + \sum_i p_i \beta_{ii}$$

ou $\mu_{(I_\infty)}$ est donc la moyenne des lignées homozygotes

d'où :
$$\boxed{\sum_i p_i \beta_{ii} = \mu_{(I_\infty)} - \mu = D_0}$$

$D_0 = \sum_i p_i \beta_{ii}$ exprime donc la moyenne centrée des lignées homozygotes par rapport à la moyenne de la population panmictique. S'il y a dépression due à la consanguinité, $\sum_i p_i \beta_{ii}$ est négatif et représente *la dépression maximum* mesurée par rapport à la moyenne de la population panmictique.

$\sum_i p_i \beta_{ii} = 0$ correspondrait au cas d'*additivité*,

$\sum_i p_i \beta_{ii} > 0$ conduirait à envisager un hétérosis négatif, une supériorité des homozygotes sur les hétérozygotes.

Dans le cas d'autofécondation et avec $\sum p_i \beta_{ii} < 0$, ce qui est le plus fréquent :

$$F_n = 1 - (1/2)^n$$

d'où :
$$\mu_{(In)} = \mu + [1 - (1/2)^n] D_0 = (\mu + D_0) - (1/2)^n D_0$$
$$\mu_{(In)} = \mu_{(I_\infty)} - (1/2)^n D_0$$

$$\boxed{\mu_{(In)} - \mu_{(I_\infty)} = (1/2)^n |D_0|} \qquad |D_0| \text{ valeur absolue de } D_0$$

Cette relation signifie qu'à chaque génération d'autofécondation, l'écart de la population à la population homozygote est divisé par 2. Mais, le niveau d'équilibre dépend de D_0, dépression maximum due à la consanguinité.

DISCUSSION

Cette étude pourrait se généraliser à un ensemble de loci liés par leur action et leur position (linkage et épistasie). KEMPTHORNE (1957) a résolu le problème pour un ensemble de loci indépendants. Avec cette hypothèse, la vigueur moyenne de la population consanguine aurait pour expression :

$$\boxed{\mu_{(In)} = \mu + F_n D_0 + F_n^2 D_1 + F_n^3 D_2} \cdots$$

où D_0 représente l'effet moyen des loci fixés, considérés indépendants les uns des autres.

D_1 représente l'effet moyen des interactions entre les loci fixés pris 2 à 2.

D_2 représente l'effet moyen des interactions entre les loci fixés pris 3 à 3.

Dans cette expression n'interviennent donc que certaines composantes de l'épistasie, du type dominance × dominance, dominance × dominance × dominance, etc. Si ces interactions sont négatives, elles deviennent de plus en plus importantes dans le contrôle de la dépression due à la consanguinité, au fur et à mesure que le coefficient de consanguinité tend vers l'unité.

SCHNELL (1961) a complété ce modèle, en définissant *une valeur de linkage* (λ), analogue d'un coefficient de corrélation, et telle que $\lambda = 0$ pour le cas d'indépendance et $\lambda = 1$ pour le cas extrême de liaison absolue. Si la population théorique de départ dont sont issues les lignées était à l'équilibre, *le linkage ne peut affecter que les composantes épistatiques*. Il agit en augmentant la part de ces dernières dans la chute de vigueur. Par exemple, en considérant toutes les associations possibles entre 2 loci, l'expression de la vigueur moyenne sous consanguiniré devient : (avec $F_0 = 0$)

$$\mu_{(In)} = \mu + F_n D_0 + [F_n + f_n(\lambda^2)] D_1$$

où $f_n(\lambda^2)$ est une fonction des valeurs de linkage, de tous les couples de loci.

L'importance de la chute de vigueur, sous régime d'autofécondation, chez les diploïdes, ne dépend donc pas simplement de coefficient de consanguinité et de la valeur des lignées homozygotes : *elle dépend des relations d'épistasie et du linkage*. L'étude de cette chute de vigueur, sur un ensemble de populations (écotypes) permettra d'estimer, *en l'absence de sélection naturelle ou artificielle, leur niveau de consanguinité, la valeur des relations d'épistasie et le rôle du linkage*. En se limitant aux interactions de deuxième ordre, six paramètres pourront être estimés : μ, F_0, D_0, D_1, D_2 et $f_n(\lambda^2)$ fonction de linkage, avec six niveaux de consanguinité.

C'est la connaissance de ces divers paramètres qui permettra pour l'*amélioration des plantes allogames de définir les méthodes de construction des structures génotypiques* les plus aptes à utiliser les différents effets génétiques intervenant dans la vigueur hybride.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

A MODEL FOR STUDYING GENETIC EFFECTS

The KEMPTHORNE model is presented for its value in studying vigour in diploid and tetraploid populations. The genotype value is analyzed according to statistical principles ; the mean effects of each allele are analogous to the main effects, and the relationships between alleles are defined very generally, like interactions without restrictive hypotheses ; multiallelism, arbitrary dominance, possible epistasis, and linkage.

This model is applied to diploid populations, studying means of inbred populations in the « independence of loci » hypothesis (absence of linkage and epistasis). Inbreeding depression appears to be directly linked to the inbreeding coefficient, but the importance of this depression depends on interactions between alleles at the different loci. The general effect of linkage and epistasis is considered.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUSBICE, WILSIE., 1966. Inbreeding depression and heterosis in tetraploïds with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 1, 52-67.

HAYMAN B. I., 1954. The analysis of variance of diallel crosses. *Biometrics*, **10**, 235-244.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlation between relatives in random mating populations. *Cold pring Harbor Symp. Quant. Biol.*, nº 22, **22**, 60-72.

KEMPTHORNE O., 1957. *An Introduction to Genetic Statistics* 545 p., J. Wiley and Sons.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*, London Methuen and Co.

SCHNELL F. W., 1961. Some general formulation of linkage effects in inbreeding. *Genetics*, **46**, 8,947-957.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (3), 243-265.

ÉTUDE DE QUELQUES CARACTÈRES A CONTROLE GÉNÉTIQUE SIMPLE CHEZ LE POMMIER (*MALUS* SP.) ET LE POIRIER (*PYRUS COMMUNIS*)

L. DECOURTYE

avec la collaboration technique de B. LANTIN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, de Viticulture et d'Œnologie, 49 - Angers
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Quelques caractères à hérédité simple sont décrits chez le pommier (*Malus* sp.) et le poirier (*Pyrus communis*). Certains sont susceptibles d'être utilisés comme marqueurs et peuvent contribuer à résoudre des problèmes de biologie et d'amélioration génétique.

INTRODUCTION

Les arbres fruitiers, et plus encore le Pommier et le Poirier, ne représentent pas un matériel génétique facile à étudier. La place prise par chaque individu, la lenteur du cycle reproductif, l'autostérilité presque générale sont autant de facteurs défavorables à une connaissance génétique de ces espèces. Bien souvent aussi, les observations ont été rassemblées sur des arbres adultes après qu'une sélection précoce, visant à éliminer les chétifs, ait été opérée quelques dix années plus tôt. La plupart des caractères agronomiques observés ont montré chez les descendants une variation continue permettant de conclure à une hérédité polygénique. Cependant, la mise en évidence de caractères d'intérêt agronomique à hérédité simple a permis de donner une impulsion nouvelle à l'amélioration du Pommier. Les gènes de résistance à la Tavelure, en cours d'incorporation à des variétés commerciales, le gène de résistance ua Puceron lanigère, inclus dans la série des porte-greffes *Malling Merton*, sont les

exemples les plus marquants. A côté de ces rares gènes directement utilisables en amélioration, il existe d'autres caractères discontinus de reconnaissance précoce et facile qui, utilisés comme marqueurs, pourraient contribuer à la résolution de nombreux problèmes. Nous avons dans ce but rassemblé les différents caractères qualitatifs que nous avons pu observer dans des croisements de Pommier et de Poirier et confirmé ou émis des hypothèses génétiques susceptibles d'expliquer les ségrégations observées. Les symboles utilisés tiennent compte des résultats publiés antérieurement et des suggestions émises par KNIGHT (1963) dans ses résumés bibliographiques.

LE POMMIER

1. *Facteur letal* viridis

Ce caractère a déjà été décrit par BROWN (1958) et KLEIN (1961) sous le terme de *pale green lethal factor*.

Il se manifeste deux à trois semaines après la germination. Les cotylédons augmentent de surface et s'arrondissent, l'épicotyle ne s'allonge pas. La plantule, jusqu'alors normalement verte, devient progressivement de couleur plus claire et fane. A ce stade la radicule s'est allongée normalement mais n'a émis aucune ramification.

Dès le début du symptôme, des greffes herbacées ont été pratiquées entre des gemmules *viridis* et des racines normales, ainsi que la combinaison réciproque. Dans certains cas, la survie de l'association gemmule *viridis* greffée sur racine normale a été prolongée de quelques semaines.

BROWN et KLEIN ont montré que ce caractère était contrôlé par l'état homozygote récessif d'un gène *l*. Sur 25 croisements observés représentant 15 000 graines levées, 10 d'entre eux ont présenté une disjonction pour ce caractère. Pour huit de ces croisements, les distributions observées étaient compatibles avec l'hypothèse monofactorielle au seuil de 5 p. 100. Les constitutions génétiques de 28 variétés ont pu ainsi être établies (tabl 1).

La plupart de ces croisements font intervenir un parent portant le gène de résistance à la Tavelure de *M. floribunda 821*, *M. micromalus* ou de *M. prunifolia 19651*. Il n'est pas possible de connaître le comportement vis-*à*-vis de la Tavelure des plantules létales, mais la proportion de plantules résistantes ou sensibles n'a pas été modifiée dans les croisements où apparaissait ce caractère. Ce gène létal apparaît donc indépendant du locus de résistance à la Tavelure de ces trois géniteurs.

YOSHIDA et *al.* ont rapporté l'existence de plantules *albina* dans les semis de certaines variétés, en particulier de *Golden Delicious*. Si l'on réserve ce terme à des plantules dépourvues de chlorophylle dès la germination, aucun individu de ce type n'est apparu dans une autofécondation de *Golden Delicious*. Le caractère d'albinisme existe chez certaines variétés de Pommier (Rev. W. WILKS) et il est déterminé par l'état homozygote récessif d'un gène c_1 (HALL, 1933). Nous l'avons observé également dans certaines hybrides de *M. Niedzwetzkyana*.

Pour l'ensemble des clones mentionnés dans le tableau 1 dont la constitution génétique est connue, la fréquence du gène létal *l* est égale à 0,29. Dans le cas où

l'hétérozygote n'est pas favorisé, la multiplication sexuée doit tendre à éliminer cet allèle. Dans notre échantillon, bien que limité, il est possible de distinguer les variétés qui sont des semis de hasard plus ou moins anciens, et les hybrides sous numéros, qui ont été obtenus après 2 à 4 générations mettant en cause les variétés anciennes. Alors qu'un gène létal tend normalement à s'éliminer au cours des générations successives, il apparaît que la fréquence du gène *l* chez les hybrides récents (0,26) est restée sensiblement la même que chez les variétés anciennes (0,21). Il semble donc qu'un certain avantage sélectif s'attache au génotype hétérozygote pour ce caractère.

TABLEAU I

Constitution de quelques variétés de Pommier et d'hybrides résistant à la tavelure vis-à-vis du facteur létal viridis

Ll	LL
* *Calville Blanc*	*Cravert*
Calville d'Août	* *Idared*
Crandall	*McIntosh*
* *Esopus Spitzenberg*	* *Red Astrakan*
** *Golden Delicious*	*Rose de Benauge*
** *Jonathan*	* *Shelred*
** *Megumi*	* *Spartan*
* *Melrose*	*Starking Delicious*
* *Monroe*	* *York Imperial*
* *Northern Spy*	
Reine des Reinettes	* *NY 62*
Reinette Clochard	*OR 32 T 41*
Reinette du Mans	*OR 48 T 70*
* *Rome Beauty*	*OR 48 T 84*
* *Shaw*	*OR 52 T 92*
Winter Banana	*OR 54 T 170*
* *Worcester Pearmain*	*OR 54 T 184*
* *NY 72*	*F 14 A 22* (Sél. de *Golden Delic.* × *R. Clochard*)
* *NY 49815-6*	
* *NY 49821-28*	
9 AR 2 T 17	
N 40 R 80 T 164	
N 40 R 80 T 119	
OR 30 T 34	
OR 38 T 17	
OR 48 T 96	
OR 49 T 49	

* Génotype déduit des résultats de KLEIN (1961).
** Génotype déduit des résultats de YOSHIDA (1963).

La constitution des variétés vis-à-vis de ce caractère ne manque pas d'intérêt pour le sélectionneur. Elle permet d'abord de prévoir la disparition inéluctable d'un quart des pépins hybrides lorsque les deux parents sont hétérozygotes. Par ailleurs, dans la recherche de plants triploïdes ayant pour origine un gamète femelle non réduit, ce gène létal permet d'éliminer avant le comptage cytologique un quart de la population de plantules qui ne comporte nécessairement pas les individus tri-

ploïdes recherchés Ce schéma peut notamment s'appliquer à la variété *Golden Delicious* pollinisée par un clone résistant à la Tavelure hétérozygote pour ce caractère létal.

2. *Présence d'anthocyane*

La présence d'anthocyane est un caractère connu pour certaines variétés ornementales chez lesquelles elle affecte la coloration des feuilles, des rameaux et des fruits. A la différence des cultivars à fruits rouges, la synthèse d'anthocyane dans ces variétés est capable de s'effectuer même à l'obscurité : des fruits maintenus dans un papier d'aluminium dès la chute des pétales présentent une teinte rose uniforme à la récolte. Cette coloration se transmet dans les semis où elle est identifiable dès la germination. Différents auteurs ont conclu, selon les géniteurs utilisés, à une transmission mono- ou bifactorielle dominante de ce caractère.

a) *Recherche d'un géniteur homozygote dominant*

L'existence d'un géniteur homozygote dominant aurait un intérêt immédiat dans la détection d'embryons apomictiques ou haploïdes. Notre objectif était donc de mettre en évidence un clone homozygote pour l'un ou l'autre de ces gènes de coloration. Pour ce faire, des lots de graines issues de fécondation libre de provenances génétiques diverses ont été semés. Quatorze de ces lots provenaient de variétés ornementales multipliées par les pépiniéristes français, 12 du Jardin Botanique de Dortmund, 3 du Département de l'Agriculture des États-Unis (U. S. D. A.) et 22 avaient été récoltés à la Station d'Angers sur les hybrides pourpres d'un croisement *M. pumila Niedzwetzkyana* × *M. pumila*, variété *Jonathan*. Étaient représentées les espèces ou sous-espèces *M. p. Niedzwetzkyana, M. p. aldenhamensis, M. p. Eleyi, M. floribunda, M. atrosanguinea, M. purpurea* (d'après REHDER, 1940). Après une stratification normale, ces différentes graines ont été semées en godets de plastique et observées pour la couleur des plantules deux semaines après la germination. La présence d'anthocyane est particulièrement nette sur l'hypocotyle, l'épicotyle et la première feuille. Son intensité admet des variations selon les descendances et la lecture peut être facilitée par un abaissement de la température de la serre à 8 — 10°C dans les jours qui précèdent la notation. Chacune de ces 51 provenances de graines a montré une ségrégation du caractère anthocyané dans des proportions voisines de 1 : 1. Nous avons alors conclu à la nécessité de créer ce géniteur homozygote par autofécondation ou croisements frère-sœur des hybrides de *M. Niedzwetzkyana* × *Jonathan* qui exprimaient au mieux ce caractère. Sur 57 pépins obtenus en croisement contrôlé il est apparu 36 plantules pourpres. Cette disjonction est compatible au seuil de probabiliré 5 p. 100 avec une distribution théorique 3 : 1. Les semis pourpres ont été plantés en champ et il est maintenant nécessaire d'attendre les premières fleurs pour identifier les individus double dominant RR.

Dans le même temps, SAMPSON et CAMERON ont signalé l'existence de deux variétés ornementales canadiennes, *Tomiko* et *Baskatong*, dont les descendants de semis sont tous anthocyanés. Ces deux variétés ont été introduites à la Station d'Angers.

b) *Étude particulière des semis F_2 de* M. Niedzwetzkyana × Jonathan.

Ces 22 hybrides présentaient l'avantage de provenir d'un même croisement F_1 connu et de fournir à la fois des ségrégations pour le caractère pourpre, l'albinisme

et le facteur *viridis letal*. La fréquence des plantules à 3 cotylédons ou plus, l'apparition au stade 6-8 feuilles de semis moins vigoureux et plus clairs ont fait aussi l'objet de notations. L'ensemble des disjonctions observées est rassemblé dans le tableau 2.

Si pour chaque arbre et pour chaque année l'ensemble des valeurs χ^2 obtenues dans l'hypothèse d'une disjonction 1 : 1 du caractère anthocyané conduit à des probabilités acceptables, on constate toutefois une déviation systématique vers un excès de plantules rouges.

TABLEAU 2

Disjonction de quelques caractères observés dans des semis issus de fécondation libre d'hybrides pourpres de M. Niedzwetzkyana × Jonathan

N° arbre	Nombre de plantules observées	% plantules rouges	χ^2 0,58 : 0,42		% plantules *albina*	% plantules *viridis* létales	% plantules à 3 cotyl.	% plantules claires
			Rec. 63	Rec. 64				
1	277	63	1,44	1,35	3,6	-	2,5	12,6
2	149	67	0,36	1,15	0	0	3,4	16,8
3	279	66	0,21	8,38	5,4	0	1,8	17,2
4	527	59		0,76	3,0	0	0,4	7,0
5	116	59	0,12		6,0	0	2,6	0
6	33	64		0,52	6,0	0	3,0	3,0
7	272	62	0,21	1,72	7,7	0	6,2	0
8	99	58	0,33	0,80	2,1	0	10,0	0
9	512	54	2,89	0,34	0,6	0	12,5	0
10	230	59	0,12	0,02	0	0	1,8	0
11	89	51	0,33	0,70	0	6,7	9,0	0
12	261	58	0,50	0,18	0	6,9	1,5	2,5
13	183	60		0,36	0	6,5	5,5	0
14	380	57	1,34	0,02	0,8	0	9,7	0
15	286	51	0,16	11,72	0	0	3,5	3,5
16	206	56		0,00	0	0	3,4	0
17	170	60		0,21	0	0	3,5	8,8
18	96	59	0,04		2,1	0	0	8,3
19	108	52		1,86	0	0	2,8	5,6
20	318	59	0,03	0,08	0	9,7	4,4	0
21	426	56		0,02	0	6,6	1,2	0
22	398	48	9,2	10,97	0	0	4,0	1,2

Valeur limite du χ^2 pour 1 degré de liberté { 3,84 au seuil de 5 p. 100 ; 6,63 au seuil de 1 p. 100.

Le Pommier est généralement auto-incompatible et les hybrides issus d'un même croisement faiblement compatibles entre eux. Néanmoins, tous ces arbres étant plantés sur une même ligne, on conçoit qu'un certain taux de croisements frère-sœur ait pu se produire et provoquer ainsi un accroissement de l'effectif des individus dominants. Dans cette hypothèse, l'ensemble des disjonctions apparaît homogène et admet des valeurs χ^2 beaucoup plus vraisemblables pour une distribution du type 58 rouges pour 42 verts. Un arbre fait exception : le dernier ; par sa position, il se trouve confronté à une population de gamètes mâles où le gène R est beaucoup plus

rare. Cet excédent de plantules rouges suppose un taux de croisements consanguins de 32 p. 100, qui explique l'apparition des types *albina* $c_1\,c_1$ dans une proportion maxima de 8 p. 100, l'allèle c_1 étant assez rare chez les variétés de Pommier et probablement inexistant dans les autres hybrides de la parcelle. L'apparition des létaux *viridis* $l\,l$ s'explique de la même façon, avec une fréquence un peu plus élevée, l'allèle l étant plus répandu. Dix hybrides sur 22 sont hétérozygotes pour le caractère d'albinisme ($C_1\,c_1$), 5 le sont pour le caractère *letal viridis* (L, l). Aucun d'entre eux ne présente à la fois de ségrégation pour les deux caractères. Cette exclusion réciproque laisse penser à une identité des loci C et L, les individus lc_1 ou ll étant *viridis* létaux.

Le croisement d'origine aurait alors été en désignant par c_2 l'allèle l :

$$\underset{Cc_1}{M.\ Niedzwetzkyana} \times \underset{Cc_2}{Jonathan}$$

et il aurait fourni en nombre égal des individus CC, Cc_1 et Cc_2 représentés dans notre échantillon d'effectif réduit par les nombres 7, 10 et 5.

Le caractère vert clair allié à une moindre vigueur de certains semis est un caractère plus difficile à noter. Nous ne l'avons observé que dans ce croisement interspécifique. Il semble ne pas apparaître chez les hybrides hétérozygotes pour le gène létal, mais il se produit chez les hybrides porteurs ou non du gène c_1. Des croisements contrôlés sont nécessaires pour en étudier sa transmission.

La présence de plantules à trois cotylédons ou plus est un phénomène courant qui se produit dans la plupart des croisements avec une fréquence variable selon les géniteurs. Il a donc certainement un contrôle génétique mais son expressivité peut se trouver influencée par le milieu. TUCKER (1938) a montré en effet que la fréquence de telles plantules était considérablement augmentée sur les pépins prélevés dans des fruits ayant plus de 5 carpelles.

Liaison entre ces caractères.

La répartition des plantules anthocyanées en fonction des trois caractères — albinisme, létaux *viridis*, polycotylédonie — est présentée dans le tableau 3.

Si les disjonctions des deux premiers caractères sont parfaitement compatibles avec l'hypothèse d'indépendance du locus R, il apparaît par contre une liaison assez nette entre la présence simultanée de trois cotylédons et d'anthocyane.

TABLEAU 3

Répartition des plantules anthocyanées ou non en fonction de trois autres caractères

Caractère des plantules	Anthocyane		χ^2 0,58 : 0,42
	Présence	Absence	
Albinos	48	42	0,73
Viridis létales	10	15	2,60
A 3 cotylédons	151	59	16,40

3. *Semis de vigueur moindre à entre-nœuds courts*

Ces individus se manifestent 3 à 4 mois après la germination par une croissance plus lente consécutive à une réduction de la longueur des entre-nœuds. Cette observation doit être effectuée de préférence avant le repiquage au champ où les différents aléas de la végétation sont susceptibles de modifier la vigueur propre des plants. Toutefois, le caractère se maintient en cours de végétation et la réduction de croissance des scions en fin de première année est de l'ordre de 30 p. 100. La figure 1 représente la distribution de fréquences des hauteurs de semis d'un an provenant d'une autofécondation de *Golden Delicious*.

A trois ans ces semis compacts manifestent une réduction moyenne de la hauteur des arbres de l'ordre d'un sixième (1,25 m contre 1,60 m) sans différences pour la circonférence des troncs. Ces semis conservent un aspect touffu provoqué par une ramification plus importante (fig. 2).

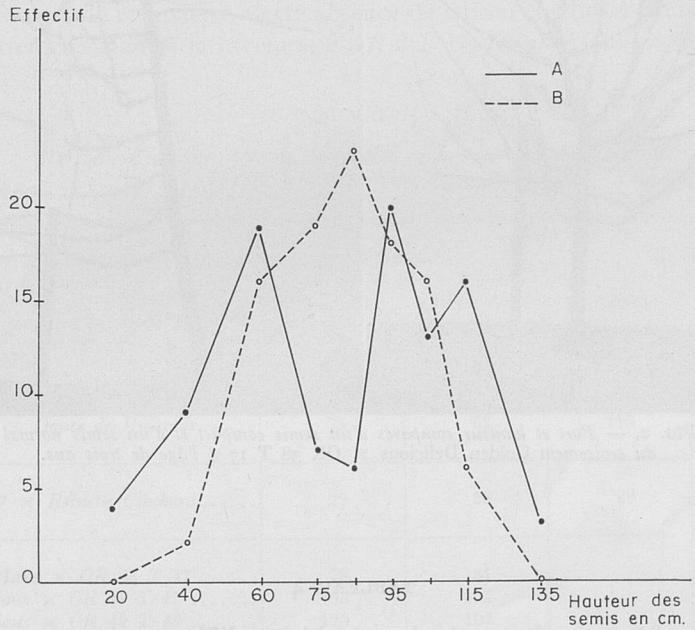


FIG. 1. — *Diagramme de répartition dans différentes classes de hauteur de semis de* Golden Delicious *âgés d'un an.*

A : Semis issus d'autofécondation.
B : Semis témoin provenant d'une fécondation libre de même effectif.

Sur une quarantaine de croisements observés, neuf d'entre eux ont montré une ségrégation pour ce caractère. Les disjonctions observées sur ces descendances sont résumées dans le tableau 4. Les types compacts représentent environ un quart de la population dans les quatre premiers croisements et la moitié dans le cinquième. L'hypothèse d'un locus unique à deux allèles N et *n* suffit pour rendre compte d'une telle ségrégation, les individus compacts étant homozygotes récessifs. Les géniteurs mis en cause dans les quatre premiers croisements sont hétérozygotes *Nn*, tandis que l'un des parents du cinquième croisement est homozygote récessif *nn* et l'autre hétérozygote.

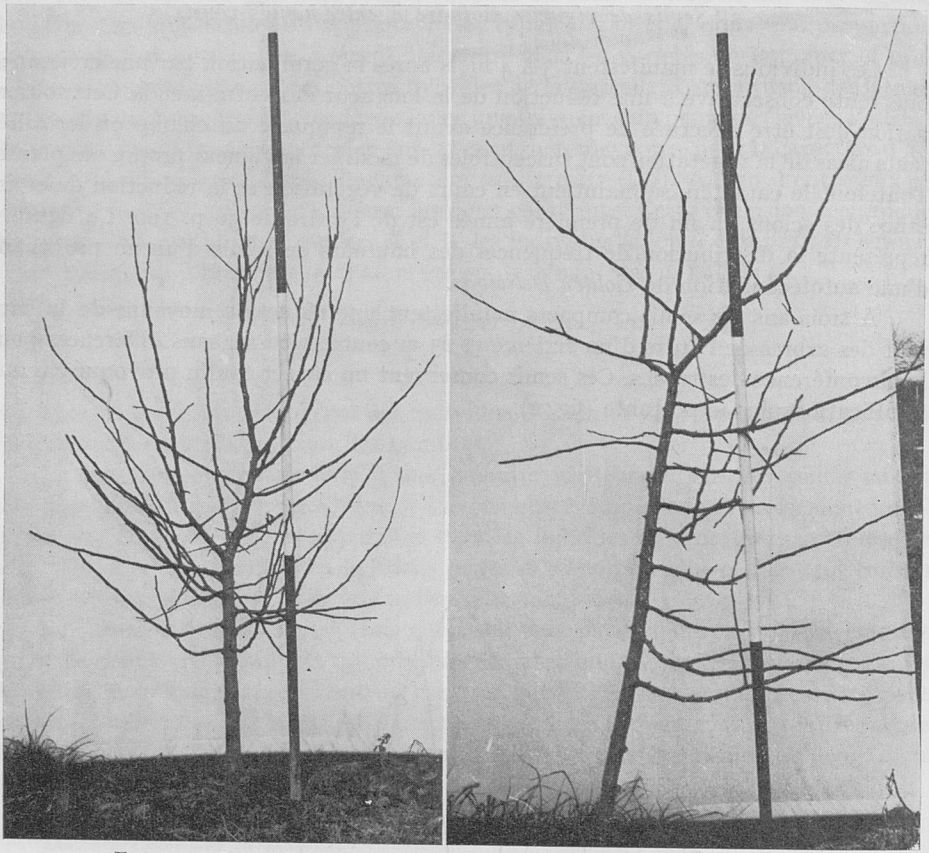


FIG. 2. — *Port et hauteur comparés d'un semis compact et d'un semis normal du croisement* Golden Delicious × OR 38 T 17 *à l'âge de trois ans.*

TABLEAU 4

Ségrégation du caractère de compacité dans différents croisements

Origine du croisement	Semis normaux	Semis compacts	χ^2	
			3 : 1	1 : 1
Golden Delicious autofécondée	44	19	0,89	
Reinette du Mans × *OR 32 T 41*	468	124	5,20	
Reinette du Mans × *OR 38 T 17*	116	29	1,81	
OR 51 T 86 × *Douce de Hollande*.....	186	69	9,32	
9 AR 2 T 17 × *Reinette Clochard*.....	58	49		0,85

Liaison avec le caractère de résistance à la Tavelure.

Les parents désignés par des numéros utilisés dans ces croisements sont des hybrides résistants à la tavelure hétérozygotes pour le gène de résistance V*f*, présent notamment chez *M. floribunda 821* et *M. prunifolia 19651* (Williams, 1966). Il est possible alors de connaître la répartition des types compacts ou normaux en fonction de leur comportement à la tavelure (tabl. 5). Aucun des quatre croisements pour lesquels nous disposons des disjonctions complètes ne satisfait à l'hypothèse de ségrégation indépendante du gène de résistance à la tavelure et du gène de compacité. On constate un excès systématique des types compacts résistants et normaux sensibles qui traduit une liaison entre le gène V*f* et le gène *n* chez les trois premiers géniteurs de résistance à la tavelure. La moyenne pondérée des différentes estimations du pourcentage de recombinaison conduit à une distance de l'ordre de 24 unités de *crossing-over* entre ces deux loci. Une telle liaison n'apparaît pas dans le croisement *9 AR 2 T 17* × *Reinette Clochard*, dont l'un des parents est homozygote récessif pour le caractère de compacité. Cette absence de liaison conduit à conférer ce génotype au parent résistant à la tavelure, *9 AR 2 T 17*, *Reinette Clochard* étant hétérozygote N*n*.

TABLEAU 5

Ségrégation du caractère de compacité en fonction du comportement des semis vis-à-vis de la tavelure

Croisement	Résistants		Sensibles	
	Normaux	Compacts	Normaux	Compacts
Reinette du Mans × *OR 32 T 41*	214	113	254	11
Reinette du Mans × *OR 38 T 17*	42	23	74	6
OR 51 T 86 × *Douce de Hollande*.....	71	62	115	7
9 AR 2 T 17 × *Reinette Clochard*.....	29	23	29	26
Reinette du Mans × *OR 38 T 17*	78	81		
Golden Delicious × *OR 38 T 17*	493	492		
Golden Delicious × *OR 49 T 49*	120	102		

Dans les trois derniers croisements, la ségrégation pour la vigueur n'a été observée que pour les individus résistants à la tavelure à la fin de la première année de végétation. La valeur de la liaison entre les deux gènes, calculée sur ces distributions incomplètes, apparaît encore plus étroite. Il est possible que le nombre des semis compacts se trouve dans ces conditions artificiellement augmenté de semis freinés dans leur croissance pour des raisons étrangères à ce gène. Les variétés dont le génotype a pu être déterminé figurent au tableau 6.

Différents croisements nous ayant conduit à déterminer une constitution génétique hétérozygote N*n* pour les deux variétés *Reinette du Mans* et *Golden Delicious*,

TABLEAU 6

Constitution génétique de quelques variétés de Pommiers relative au caractère de compacité

Variétés homozygotes dominantes NN	Variétés hérézygotes N*n*	Variétés homozygotes récessives *nn*
Winter Banana	*Douce de Hollande*	*9 AR 2 T 17*
	Golden Delicious	
OR 30 T 34	*Reinette du Mans*	
OR 48 T 84	*Reinette Clochard*	
OR 48 T 96		
OR 52 T 37	*OR 38 T 17*	
OR 54 T 184	*OR 42 T 41*	
OR 54 T 170	*OR 51 T 86*	

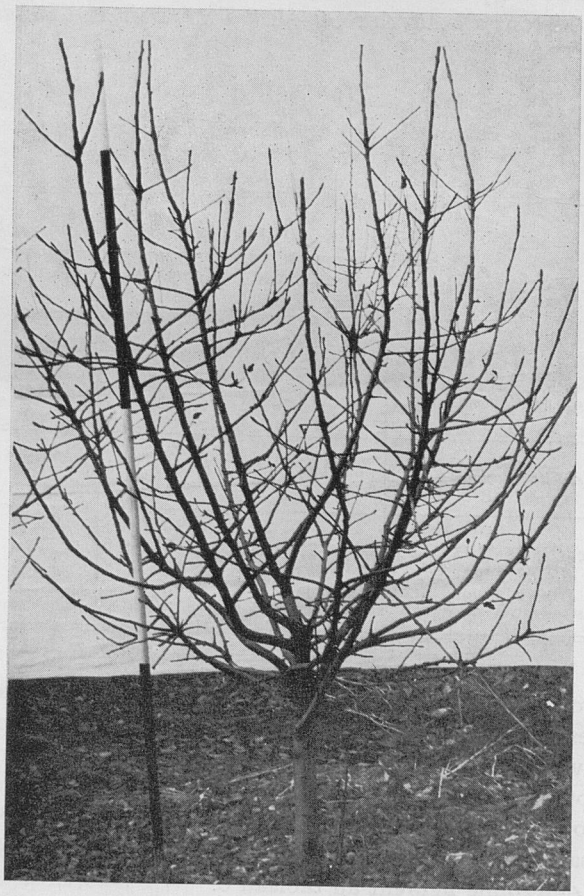


FIG. 3. — *A l'âge de six ans, la hauteur d'un hybride de type compact dans le croisement* Golden Delicious × Reinette du Mans *n'atteint pas 2 mètres, alors que les hybrides normaux dépassent 2,50 m et sont moins ramifiés.*

nous avons recherché dans un croisement ancien entre ces deux variétés, des arbres plus compacts pouvant représenter des génotypes *nn*. Bien qu'une élimination systématique des individus les plus petits ait été effectuée au moment de la plantation, quatre arbres sur 98 sont apparus nettement différents de leurs frères, quant à leurs caractéristiques de vigueur, de compacité et de ramification (fig. 3).

Ces observations rappellent celles de MURAWSKI sur la faible longueur des entre-nœuds de la variété *Alkmene*, dont l'hérédité paraît contrôlée par deux couples de gènes. Elles rejoignent une publication d'OBERLE selon laquelle des hybrides de type de fructification *spur* à entre-nœuds courts apparaissent dans certains croisements.

Les hypothèses génétiques simples qui rendent compte des disjonctions observées dans la longueur des mérithalles, pourraient peut-être contribuer à une explication génétique de la mutation *spur* dont une des caractéristiques constantes est une réduction de la longueur des entre-nœuds.

4. *Formation de racines sur les parties aériennes*

Ce symptôme se manifeste d'abord sous la forme d'une boursouflure dont la partie externe se crevasse et laisse apparaître un grand nombre de pointes radiculaires de quelques millimètres de longueur. Très souvent les arbres de ce type émettent de nombreux drageons à leur base (fig. 4).

Ce caractère se manifeste à un âge et avec une intensité variables selon les croisements. Les premiers symptômes peuvent s'observer entre la deuxième et la cinquième année, et ils s'intensifient au cours des années suivantes. Ces racines se forment principalement sur le tronc, quelquefois sur les ramifications de premier ordre, exceptionnellement sur des ramifications de second ordre. Cette aptitude à émettre des racines paraît donc s'exprimer particulièrement sur les parties de l'arbre à l'état juvénile. Ceci explique que l'on ne rencontre jamais ce caractère aussi nettement marqué sur les variétés de Pommier cultivées. Beaucoup d'entre elles présentent toutefois des symptômes discrets de ce même phénomène (SWINGLE, 1925). Ce sont ces nodules radiculaires qui sont décrits dans la littérature anglo-saxonne sous les termes de *Burr-Knot* ou de *Root-Burrs*.

Des coupes transversales effectuées dans ces ébauches radiculaires montrent une structure primaire évoluée avec dans certains cas un passage à une structure secondaire. Le nombre de faisceaux libéro-ligneux, classiquement de cinq dans cette espèce, peut assez souvent être dépassé (jusqu'à 9). Lorsque ces ébauches se forment au niveau du sol, elles sont capables de se développer et de former un chevelu fonctionnel.

Sur 23 descendances observées, 17 d'entre elles comprennent de tels individus. Les bourrelets radiculaires sont plus ou moins marqués selon les arbres et nous avons considéré comme normaux les hybrides où il n'apparaît que quelques nodules sans racines nettement formées. Les résultats des disjonctions observées sont rassemblés au tableau 7. Trois groupes présentant des disjonctions homogènes ont été séparés par la méthode du χ^2. Dans chacun de ces groupes, les distributions observées se sont respectivement ajustées avec des probabilités acceptables à des distributions théoriques du type 9 : 7, 3 : 1 et 7 : 1. Ces deux dernières disjonctions s'expliquent par la mise en œuvre de deux couples d'allèles indépendants T*t* et U*u* pour lesquels le génotype double récessif *ttuu* provoque l'apparition des racines aériennes. La dis-

jonction 9 : 7 implique l'hypothèse supplémentaire d'une complémentarité nécessaire entre T et U pour empêcher de s'exprimer les allèles t_1 et u_1 présents dans les géniteurs *Rouge des Antis* et *M. Niedzwetzkyana*.

FIG. 4. — *Hybride portant des excroissances racinaires marquées sur la tige principale et les ramifications de premier et deuxième ordre.*
Ce caractère s'accompagne le plus souvent d'une abondante émission de rejets

En procédant de proche en proche, le génotype de 16 variétés a été défini. Sur six croisements dont les constitutions parentales ont été définies par ailleurs, cinq présentent des disjonctions compatibles avec les hypothèses faites.

Ce contrôle bifactoriel s'accorde également avec les disjonctions rapportées par MERRILL (1927) et CRANE et LAWRENCE (1933). Certaines conduisent à conférer une structure génétique double récessive *tt uu* à trois variétés, *Cox's Orange*, *Northwestern Greening* et *Northern Spy*. Cette dernière est précisément l'une des variétés citées

par SWINGLE comme exprimant le plus nettement cette aptitude à former des *burr-knots*. La plupart des porte-greffes utilisés en croisement par CRANE et LAWRENCE se comportent également comme des individus double-récessifs.

TABLEAU 7

Différentes distributions observées pour le caractère d'émission de racines aériennes et ajustement aux distributions théoriques déduites de la constitution génétique des parents

	Normaux	Avec racines	Disjonc. théorique	Valeur du χ^2
Jonathan × *M. Niedzwetzkyana*	15	12	1 : 1 ou 9 : 7	0,38 0,00
Richared Delicious × *Rouge des Antis*	98	61	9 : 7	1,24
Golden Delicious × *Reine des Reinettes*	40	13	3 : 1	0,00
Sang de Bœuf × *James Grieve*	85	31		0,21
***Mc Intosh* × *OR 52 T 92*	117	39		0,55
***Mc Intosh* × *OR 53 T 53*	82	37		1,96
**Sang de Bœuf* × *Reine des Reinettes*	193	43		0,02
**Golden Delicious* × *Rose de Benauge*	8	1		
Richared Delicious × *Reinette de Caux*	120	20	7 : 1	0,71
Reine des Reinettes × *Richared*	71	12		0,50
Jonathan × *Cramoisie de Gascogne*	55	5		1,12
Usta Gorria × *Richard*	105	11		1,13
Usta Gorria × *Mc Intosh*	86	9		1,00
Rose de Benauge × *Richared*	79	8		1,00
Reinette du Mans × *Golden Delicious*	69	6		1,65
***Mc Intosh* × *OR 53 T 52*	90	10		0,67
***Jonathan* × *OR 53 T 52*	49	0		*8,00*
Golden Delicious × *Reinette Clochard*	346	3	1 : 0	
**Clochard* × *Richared Delicious*	18	0		
**Clochard* × *Reine des Reinettes*	72	0		
**Clochard* × *Jonathan*	117	0		
Lodi × *Golden Delicious*	85	1		
Vedette du Béarn × *Richared Delicious*	251	0		

* Croisements pour lesquels le type de disjonction se déduit obligatoirement des hypothèses précédentes.
** Pour les croisements faisant intervenir un parent sous numéro résistant à la Tavelure, la disjonction n'a été observée que sur les arbres résistants.

Les constitutions génétiques de 27 variétés, déduites de ces observations cumulées, sont rassemblées au tableau 8.

L'utilisation pratique de ce caractère comme marqueur est beaucoup plus difficile que dans les cas précédents. Le stade auquel il s'exprime est en effet tardif et ses différents niveaux d'expression supposent un contrôle génétique plus complexe que celui que nous avons retenu en première analyse. Les hypothèses faites sur la constitution génétique des variétés doivent permettre néanmoins de prévoir la fréquence d'apparition de tels individus. Il n'apparaît pas que ces hybrides soient défa-

vorisés en ce qui concerne leur vigueur, la longueur de la période juvénile, ou la qualité des fruits.

TABLEAU 8

Constitutions génétiques de quelques variétés de Pommiers proposées pour rendre compte des disjonctions observées

Homozygote dominant pour 1 locus au moins TT ou UU	Double hétérozygote *Tt Uu*	Hétérozygote 1 à locus double récessif à l'autre *Tt uu*	Double homozygote récessif *tt uu*
Reinette Clochard *Vedette du Béarn* *Lodi* **Sturmer Pippin* **Royal Jubilée* **Rev. W. Wilks*	*Jonathan* *Richared* *Mc Intosh* *Reinette du Mans* **Northern Greening* ***Harrington* ***Grimes Golden*	*Reinette de Caux* *Reine des Reinettes* *Cramoisie de Gascogne* *Usta Gorria* *Rose de Benauge* *Golden Delicious* *James Grieve* *Sang de Bœuf* **Golden Spire* **Beauty of Bath* **Antonowka*	**Cox's Orange* ***Northern Spy* ***North Western Greening*

* Constitution déduite des résultats de CRANE et LAWRENCE.
** Constitution déduite des résultats de MERRIL.

Dans la recherche de porte-greffe, l'aptitude à la rhizogenèse de ces arbres paraît un caractère intéressant. Il semble bien d'ailleurs que les porte-greffes actuellement utilisés soient de ce type, puisque leurs hybridations produisent presque exclusivement des arbres avec des bourrelets racinaires (CRANE et LAWRENCE).

5. *Fleurs à corolle atrophiée*

Sur certains arbres du croisement *Richared Delicious* × *Rouge des Antis*, il est apparu des fleurs dont la corolle était réduite à des pétales déformés ou atrophiés (fig. 5). Au cours de deux années d'observations (1964 et 1965) aucun des deux parents n'a manifesté ce symptôme, mais il a été possible de classer leurs hybrides en fonction du pourcentage de fleurs affectées par cette atrophie (tabl. 9).

Si l'on rattache au type normal les individus présentant exceptionnellement une telle déformation, les arbres ayant des fleurs à corolle réduite représentent environ un quart de l'effectif observé. Une telle distribution peut être obtenue en croisant entre eux deux parents hétérozygotes *Aa* pour un seul locus, l'état homozygote récessif *aa* conférant le caractère d'atrophie. La variété *Melrose*, qui est un semis de *Delicious*, a également manifesté cette atrophie sur 50 p. 100 de ses fleurs.

Cette réduction de la corolle est à rapprocher d'une observation de SPOLITIS (1958) concernant un pommier dont les fleurs sont dépourvues de pétales et d'éta-

mines. A l'opposé, SAMPSON et CAMERON ont observé des variétés de pommier à fleurs doubles et ils ont conclu à la transmission monofactorielle dominante de la formation de pétales surnuméraires.

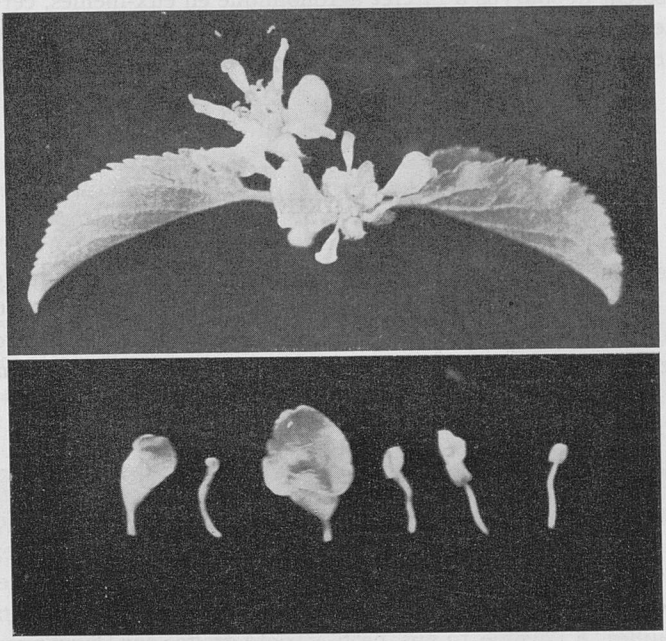


FIG. 5. — *Réduction de la corolle chez certains arbres du croisement* Richared × Rouge des Antis *montrant des termes de passage d'une structure pétalaire à une étamine typique.*
(Le corymbe a été volontairement réduit à deux fleurs pour la clarté du cliché).

TABLEAU 9

Distribution des arbres du croisement Richared × Rouge des Antis *en fonction du nombre de fleurs montrant une atrophie de la corolle*

	Toutes les fleurs normales	Quelques fleurs incomplètes	Pourcentage de fleurs incomplètes			
			25 %	50 %	75 %	100 %
Nombre d'hybrides..	99	16	8	13	13	10
Total.....	115		44			

6. *Conclusion*

Bien que le Pommier ne constitue pas un matériel génétique favorable, il est possible de mettre en évidence des caractères à contrôle génétique simple. Six loci ont suffi pour rendre compte des disjonctions observées pour cinq caractères. Une

relation d'allélisme semble exister entre le gène d'albinisme c_1 et le facteur *letal viridis l.* Un cas de linkage entre le gène de résistance à la Tavelure de *M. floriribunda 821* et un gène de compacité a été mis en évidence. Bien que la plupart de ces gènes soient dépourvus d'intérêt agronomique en eux-mêmes, certains allèles, convenablement répartis chez des géniteurs, sont capables d'aider à la résolution de problèmes pratiques tels que la recherche d'embryons apomictiques, haploïdes ou triploïdes.

LE POIRIER

La connaissance génétique du genre *Pyrus* n'est pas plus étendue que celle du genre *Malus*. Seize loci ont été jusqu'à maintenant identifiés (KNIGHT, 1963).

Un cas de nanisme très prononcé, l'existence de déficiences chlorophylliennes et la présence d'anthocyane dans les parties aériennes seront successivement étudiés.

1. *Nanisme*

a) *Description et hérédité.*

Ce caractère se manifeste d'une façon très prononcée chez une variété d'origine ancienne dénommée *Nain Vert*. Décrite en 1840 (LEROY) elle proviendrait d'un semis de hasard effectué en Maine-et-Loire vers 1830. Cette variété se caractérise par une croissance très réduite, des entre-nœuds extrêmement courts, un gros bois et de grandes feuilles. A l'âge de 10 ans, cette variété greffée sur Cognassier ne dépasse pas un mètre de hauteur. Ce caractère n'est pas modifié par un greffage sur semis de Poirier. A partir de cinq ans, cette variété est capable de donner des fruits d'un calibre moyen, de forme arrondie, sans valeur commerciale.

Lorsque cette variété est utilisée comme parent femelle on trouve dans les fruits issus de fécondation libre une moyenne de 6,0 pépins complètement évolués par fruits sur la possibilité théorique de 10 embryons. Cette proportion est normale dans l'espèce Poirier. Le pollen par contre, au cours de plusieurs essais, n'a toujours montré qu'un pourcentage de germination voisin de 50. Il se pourrait donc, comme Mlle GAGNIEU l'a montré sur le Pommier, que la variété *Nain Vert* soit porteuse à l'état hétérozygote d'un gène de stérilité pollinique *px*. Ce pollen a toutefois assuré une fécondation normale des variétés *Président Drouard* et *Alexandrine Douillard*. Par contre, le croisement *Williams* × *Nain Vert* n'a fourni que des fruits sans pépins viables, alors que la combinaison réciproque *Nain Vert* × *Max Red Bartlett* a réussi normalement. Il pourrait s'agir là d'un cas d'inter-incompabibilité dû à la série allélique S.

Lorsque l'on sème des pépins dont l'un des parents est le *Nain Vert*, il apparaît quelques semaines après la levée des individus très trapus dont les feuilles restent en rosette et présentent tout à fait l'aspect du parent nain. En fin d'année, la hauteur moyenne de ces semis est de 16 cm, alors qu'elle atteint 55 cm pour les individus frères normaux (fig. 1). Les proportions de ces deux types de semis, observées dans quatre descendances, sont sensiblement égales (tabl. 1). Le nanisme se comporte donc comme un caractère dominant monofactoriel, la variété *Nain Vert* ayant la constitution hétérozygote *Nn* pour ce locus. La fréquence des types nains restant égale à 1/2 quel

TABLEAU I

Ségrégation du caractère de nanisme dans les descendants de la variété de Pommier Nain Vert

Origine des pépins	Normaux	Nains	χ^2 pour 1 : 1	Probabilité
Nain Vert fécondation libre	249	218	1,95	0,20
Nain Vert × *Max Red Bartlett*.....	47	39	0,75	0,40
Président Drouard × *Nain Vert*.....	27	20	1,02	0,26
Alexandrine Douillard × *Nain Vert*.....	77	56 *	3,30	0,07

* Élimination de 16 plantes chétives au repiquage.

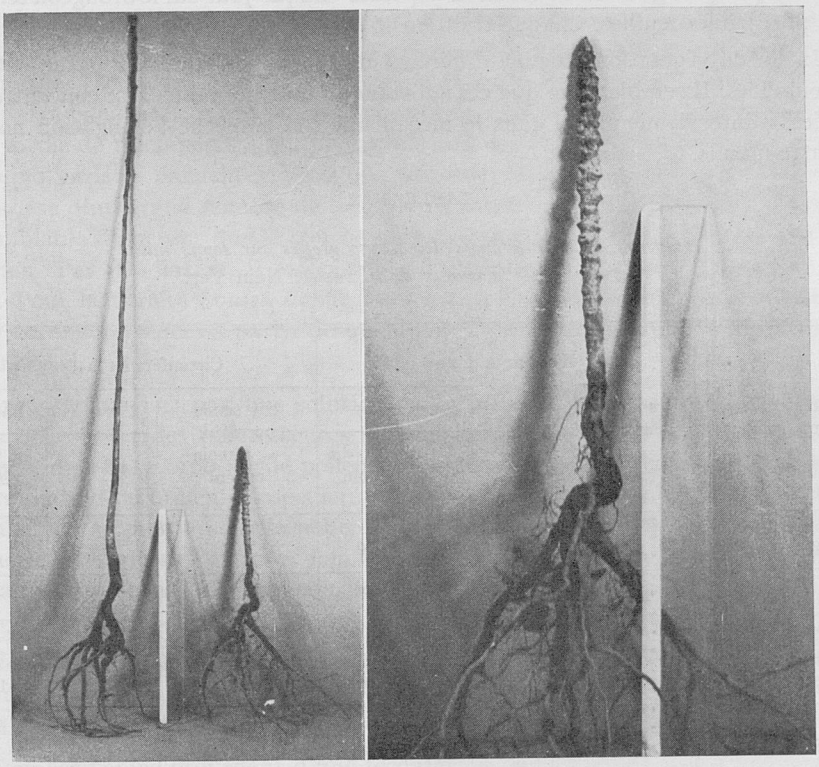


FIG. 1. — *Croissance comparée de deux semis de la variété* Nain Vert, *l'un présentant un phénotype normal, l'autre étant porteur du caractère nain.*
(Si la partie aérienne est très affectée, le système radiculaire, par contre, est semblable dans les deux types de semis)

que soit le sens du croisement, il en résulte que le locus commandant le nanisme est indépendant de l'allèle de stérilité *px*. Tous les essais d'autofécondations de *Nain Vert*, destinés à obtenir des individus double-dominants NN, ont échoué.

b) *Applications d'auxines à des semis nains.*

Quatre substances de croissance ont été appliquées à des semis nains cultivés en serre :

l'acide gibbérellique à 100 mg/litre ;
l'acide β-indol-acétique à 200 mg/litre ;
l'acide β-naphtoxy-acétique à 100 mg/litre ;
l'acide naphtalène-acétique à 15 mg/litre.

Ces concentrations sont relativement élevées, mais notablement inférieures aux seuils de toxicité supportés par le Poirier.

Les solutions étaient conservées au froid et à l'obscurité et elles étaient renouvelées tous les quinze jours. Les traitements ont débuté fin février alors que les semis comportaient une dizaine de feuilles. Ils se sont poursuivis pendant trois mois à raison de quelques gouttes de solution déposées chaque jour sur le brougeon terminal et ses plus jeunes feuilles. Chaque traitement portait sur cinq semis nains.

En fin de végétation, aucune différence de croissance n'était apparue entre les différents lots. Il semble donc que ces substances, tout au moins aux concentrations utilisées, n'interviennent pas dans le mécanisme qui empêche l'élongation normale des entre-nœuds.

TABLEAU 2

Hauteurs et circonférences des scions greffés sur semis nains et sur semis normaux de la variété Nain Vert

Variétés utilisées comme greffons	Hauteur à 1 an			Circonférence à 2 ans		
	sur semis normaux = témoin en cm	sur semis nains		sur semis normaux = témoin en cm	sur semis nains	
		en cm	en % du témoin		en cm	en % du témoin
Semis non écussonné	103	*69*	*30*	103	*69*	*67*
Docteur Jules Guyot.	90	87	97			
Beurré Hardy :						
greffes	130	137	102	94	90	96
écussons	144	147	106	80	87	108
Beurré Précoce Morettini	107	*94*	*88*	69	*63*	*91*

Les valeurs en chiffres italiques diffèrent du témoin au seuil de 5 p. 100.

c) *Vigueur conférée aux variétés par les semis nains utilisés comme porte-greffes.*

Deux cents semis nains ont été plantés en pépinière en comparaison avec des semis normaux du même croisement. Trois variétés de Poirier, *Docteur Jules Guyot, Beurré Hardy* et *Beurré Précoce Morettini* ont été greffées ou écussonnées sur ces deux types de semis. Les valeurs relatives des hauteurs moyennes des scions à un an et de la circonférence du tronc à deux ans, sont rassemblées au tableau 2 pour les différentes associations effectuées. La réduction de vigueur est nulle pour *Beurré Hardy* et *Docteur Jules Guyot*, elle est légère mais significative pour les scions de *Beurré Précoce Morettini* (9 p. 100). Cette réduction reste toutefois très discrète par rapport à la vigueur des semis non écussonnés. Les arbres multipliés sur semis nains ont un plus mauvais ancrage que leurs homologues sur semis normal. Ces résultats sont en contradiction avec la remarque de LEROY (1869) qui avait obtenu un arbre nain en greffant la variété *Belle Angevine* sur de tels semis.

2. *Déficience chlorophyllienne*

Il existe pour d'assez nombreuses variétés anciennes des formes dites panachées qui se caractérisent par une déficience chlorophyllienne localisée aux couches les plus internes (DECOURTYE, 1964). Les pépins issus de fécondation libre, prélevés sur ces variétés panachées, n'ont jamais présenté de déficience chlorophyllienne. Il en a été de même de 1 200 pépins hybrides provenant des diverses combinaisons possibles entre cinq variétés panachées. Sans que ces observations puissent lever totalement l'hypothèse d'un grand nombre de loci mis en cause dans ces déficiences, il est plus vraisemblable de penser que la couche de gamétogenèse n'est pas affectée par cette mutation. Par irradiation, il est possible d'obtenir des rameaux homogènes déficients. Pour la variété *Louise Bonne panachée*, il s'est différencié sur des rameaux *albina* des inflorescences à partir desquelles on a pu isoler un pollen morphologiquement normal.

Après coloration par une solution de fuchsine acide dans du lactophénol, le pollen prélevé sur des inflorescences témoins montre 92 p. 100 colorés, tandis qu'il n'y en a que 69 p. 100 sur le pollen provenant des inflorescences *albina*. Le taux de germination sur milieu gélosé sucré est de 50 p. 100 après 20 heures pour le pollen normal et de 37 p. 100 pour le pollen provenant d'inflorescences *albina*. Si l'on fait abstraction des grains difformes non colorés par la fuchsine, ce taux de germination apparaît sensiblement le même pour les deux origines de pollen (55 p. 100).

Une centaine d'inflorescences de chacune des variétés *Alexandrine Douillard, Président Drouard, Merveille Hervieu* et *Beurré d'Amanlis* ont été fécondées séparément avec ces deux types de pollen. Le taux de nouaison et le nombre moyen de pépins par fruit sont semblables quel que soit le pollen utilisé (tabl. 3).

Tous les pépins provenant d'une fécontation par du pollen issu d'inflorescences *albina* ont donné naissance à des plantules chlorophylliennes normales, ce qui confirme le caractère récessif de la déficience. Quel que soit le croisement, il n'est pas apparu de différences dans le taux de germination des pépins ou la vigueur des hy-

brides en fonction de l'origine des pollens. Un échantillon d'une dizaine de plants hétérozygotes pour le caractère de déficience a été conservé dans chacune des descendances afin de pouvoir préciser l'hérédité de ce caractère.

TABLEAU 3

Taux de nouaison et nombre de pépins par fruit obtenus en utilisant du pollen de Louise Bonne, *porteur ou non d'une déficience chlorophyllienne*

Variétés utilisées comme parent femelle	Nombre de fruits pour 100 inflorescences		Nombre moyen de pépins par fruit	
	Normal	*Albina*	Normal	*Albina*
Alexandrine Douillard	79	107	4,60	4,65
Président Drouard	100	75	7,00	7,07
Merveille Hervieu	4	9	6,00	6,00
Beurré d'Amanlis (Variété triploïde)	11	77	0,63	0,87

3. *Présence d'anthocyane dans les parties aériennes*

Ce caractère, inexistant dans les collections de variétés européennes, est apparu récemment par mutation aux États-Unis dans plusieurs cultivars : *Williams, Beurré Hardy, Comice* et *Clapp's Favourite.*

Pour les deux premières variétés, les mutants respectivement dénommés *Max Red Bartlett* et *Royal Red Hardy* diffèrent de la variété d'origine par la présence d'anthocyane dans les feuilles, les rameaux et les fruits. REIMER a montré que cette coloration rouge se transmettait à la moitié des descendants et que la mutation avait par conséquent transformé un allèle récessif vers un état dominant indispensable à la synthèse des anthocyanes. ZIELINSKI a proposé le symbole C (*Cardinal*) pour désigner ce locus. Les différentes disjonctions que nous avons observées confirment cette hypothèse d'une hérédité monofactorielle quel que soit le sens du croisement (tabl. 4).

TABLEAU 4

Effectifs des plantules anthocyanées ou non dans les semis de trois mutations de poirier

Origine des pépins	Non anthocyanés	Anthocyanés	χ^2 1 : 1
Max Red Bartlett F. L.	115	96	1,6
Max Red Bartlett × *Starkrimson*	66	50	2,2
Max Red Bartlett × *Docteur Jules Guyot*	34	26	1,1
Docteur Jules Guyot × *Max Red Bartlett*	151	132	1,1
Nain Vert × *Max Red Bartlett*	40	46	0,4
Hybrides rouges de *Max Red Bartlett* en F. L.	140	127	0,5
Royal Red Hardy F. L.	26	41	2,2
Max Red Bartlett × *Royal Red Hardy*	43	98	χ^2 1 : 3
Starkrimson F. L.	35	0	2,4

Si les valeurs de χ^2 calculées sur les disjonctions partielles présentent une probabilité satisfaisante, on constate toutefois un excès systématique de l'effectif des individus non anthocyanés. L'hypothèse d'une participation occasionnelle de la couche profonde L_{III} à la formation des gamètes qui, dans le cas de *Max Red Bartlett*, seraient génétiquement verts (DOMMERGUES, 1960), ne paraît pas pouvoir être retenue. En effet, les ségrégations observées avec des pépins récoltés sur des hybrides anthocyanés provenant de *Max Red Bartlett* présentent un déficit semblable en types rouges. Il est plus vraisemblable de penser qu'une valeur sélective défavorable est liée au caractère anthocyané, comme en témoigne la moindre vigueur de *Max Red Bartlett* comparée à *Williams*, et la moindre vigueur des semis rouges comparés à leurs homologues verts. ZIELINSKI (1963) a constaté par ailleurs que les semis anthocyanés bénéficiaient en moyenne d'une période juvénile plus courte que leurs homologues verts.

Le croisement *Max Red Bartlett* × *Royal Red Hardy* a donné une ségrégation conforme aux fréquences attendues 3 : 1. Certaines plantules très rouges pourraient correspondre aux hybrides porteurs à la fois du gène de coloration de *Max Red Bartlett* et de celui de *Royal Red Hardy*. Les premières floraisons de ces arbres permettront d'effectuer un test d'allélisme sur ces deux gènes de coloration anthocyanée.

La mutation rouge de *Comice*, découverte vers 1950 en Californie, affecte à la fois les feuilles et les fruits. Jusqu'à maintenant elle n'a pas pu être introduite à la Station d'Angers.

Pour *Clapp's Favourite*, son mutant *Starkrimson* ne diffère que par la coloration rouge des fruits. La couleur des rameaux, normalement très rouge chez *Clapp's Favourite*, ne paraît pas accentuée chez le mutant. Les feuilles sont dépourvues d'anthocyane pour les deux types. Sur 35 semis issus de fécondation libre de *Starkrimson*, toutes les plantules étaient à feuilles vertes. Dans un tel cas, la question se pose de savoir si la mutation n'affecte que l'expression de l'anthocyane dans l'épiderme des fruits ou bien si le gène muté, capable d'une synthèse de l'anthocyane dans tous les organes, se trouve localisé à la couche cellulaire la plus externe. On comprendrait dans ce cas l'absence d'anthocyane dans les feuilles et dans les semis, dont l'origine est attribuée à la couche apicale intermédiaire L_{II}. De plus, il apparaît dans des coupes transversales de la zone épidermique des fruits que les couches cellulaires anthocyanées sont moins nombreuses et plus superficielles chez la variété *Starkrimson* que chez la variété *Max Red Bartlett*. L'observation des fruits des semis de *Starkrimson* permettra de choisir entre ces deux hypothèses.

4. *Conclusion*

Le matériel végétal maintenant rassemblé doit permettre de disposer dans un proche avenir de géniteurs homozygotes pour des caractères marqueurs dominants tels que le nanisme et la couleur rouge. On dispose également d'hybrides hétérozygotes pour un caractère d'albinisme, pour lequel on peut raisonnablement s'attendre à une hérédité monofactorielle récessive.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Malgré les hypothèses cytogénétiques émises qui font des pomoïdées des polyploïdes complexes, les résultats obtenus montrent qu'il est possible de mettre en évidence dans cette famille des caractères qualitatifs à hérédité simple.

Le mode de transmission de différents caractères déjà connus a été confirmé et le génotype de nouvelles variétés établi. L'existence de quatre nouveaux loci chez le Pommier et d'un chez le Poirier a été avancée. L'un d'eux apparaît assez étroitement lié au gène de résistance à la Tavelure de *M. floribunda 821*.

Dans la mesure où les différents phénotypes en disjonction peuvent être détectés précocement et avec certitude, l'utilisation de ces caractères comme marqueurs est susceptible de rendre de grands services en arboriculture fruitière, en particulier dans la détection des embryons apomictiques, triploïdes ou haploïdes.

SUMMARY

GENETICAL STUDIES ON APPLE AND PEAR

Some characters simply inherited are described on apple (*Malus* sp.) and pear tree (*Pyrus communis*).

1. *Apple*

The pale green lethal factor, formerly described by G. BROWN, can be found in the heterozygous condition in half of the cultivars. (table 1). The frequency of this gene does not decrease in the new obtentions, that suppose some special interest for the heterozygous condition.

The segregations observed in F_2 of a cross between *M. Niedzwetzkyana* × *Jonathan* seem to show allelic relations between the pale green lethal factor and a recessive gene for albinism c_1 (table 2). The lethal factor which induces 25 p. 100 mortality in the diploïd seedlings in a cross between two heterozygotes, increase slightly by this way the frequency of the triploids in the progeny.

The inheritance of red color in the foliage of *M. Niedzwetzkyana* with one dominant gene has been confirmed, and seedlings homozygous for red color have been obtained. They could be tested for allelism with the homozygous canadian varieties *Tomiko* and *Baskatong*. Such true breeding genitors may be helpfull for detection of haploid or apomictic seedlings.

In the progeny of *M. Niedzwetzkyana* × *Jonathan*, the tricotyledonous character appear to be linked with red color (table 3).

A recessive gene for dwarfing is widespread in the heterozygous condition in cultivars and scab resistant selections from *M. floribunda 821* (table 4). This gene is linked with the gene for scab resistant V*f*, and distant to it from 25 crossing over units (table 5).

Segregations for burr-knots formation on the trees have been observed in different progenies. These disjonctions can be explained with two major genes T*t* and U*u*, the formation of burr-knots depending on the double recessive genotype. The constitution of 28 varieties for this character is presented in table 8.

In the progeny *Richared Delicious* × *Rouge des Antis*, about 25 p. 100 of the trees (table 9) shows abnormalities on the petals (fig. 5), suggesting a single recessive gene inheritance.

2. *Pear*

Progenies from the pear cultivar *Nain Vert* show segregation for a very dwarf character (fig. 1) determined by one dominant gene (table 1). Used as rootstocks, the dwarf seedling transmit only a slight reduction of vigour to the variety grafted on it (table 2). Applications of different growth substances have not changed this character.

Albina shoots obtained from a striped variety have produced functional pollen, similar to the pollen of the original non striped variety (table 3). Seedling issued from pollen carrying the albinos character were all normal green. Transmission of red color from *Max Red Bartlett* and *Royal Red Hardy* mutations by one dominant gene has been confirmed (table 4). The special behaviour of the red *Clapp's Favourite* mutation, *Starkrimson*, is discussed with the hypothesis of a periclinal chimera.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BROWN A. G., 1958. Pale green lethal in apple varieties. *John Innes Inst. 48th Annu. Rep.* 1957 : 6-7.

CRANE M. B., LAWRENCE W. S. C., 1933. Genetical studies in cultivated apples. *J. Genet.*, **28**, p. 265-96.

DECOURTYE L., 1964. The use of radiations in apple and pear breeding. *Proc. Balsgard Fruit Breed. Symp.* 40-43.

DOMMERGUES P., 1960. Action des rayons gamma sur les bourgeons de la variété de Poirier *Max Red Bartlett*. *Symposium sur les effets des rayonnements ionisants sur les semences et leur emploi dans l'amélioration des plantes*. Karlsruhe, IAEAF. A. D., 6 pages, 11 réf.

GAGNIEU A., 1961. Production de pollen chez le Pommier : possibilité de létalité génique monofactorielle. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 455-496.

KLEIN L. G., WAY R. D., LAMB R. C., 1961. The inheritance of a lethal factor in apples. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **77**, p. 50-53.

KNIGHT R. L., 1963. Abstract bibliography on fruit breeding and genetics to 1960. *Malus* and *Pyrus*. *Techn. Comm.* nº 29 *Commonwealth Agricultural Bureaux* 535 p.

LEROY A., 1869. *Dictionnaire de pomologie*. **2**, 450-451, Paris.

MERRILL S., MANEY T. J., 1927. Occurrence of burr-knot in cross bed apple seedlings. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **24**, p. 121-125.

OBERLEE G. D., 1965. The occurrence of spur type trees in seedling apple populations. *Fruit Var. hortic. Dig.*, **19**, 43-6, bibl. 2 ill.

REHDER A., 1956. *Manual of cultivated trees and shrubs*. Ed. Macmillan Company, New York. p. 995.

REIMER F. C., 1951. A genetic bud mutation in the pear. *J. Hered.*, **52**, 93-94.

SAMPSON D. R., CAMERON D. F., 1965. Inheritance of bronze soliage, extra petals and pendulous habit in ornamental crabapdes. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **86**, 717-722.

SPOLITIS A., 1959. Abele, kas zied bez vainagun putekslapam (Pommier dont les fleurs sont dépourvues de pétales et d'étamines). *Latv. P. S. R. Zinat. Akad. Vestis*, nº 9, 49-54. Rés. russe 1958 ; in : *Bull. C. N. R. S.*, **20** (10), 266142.

SWINGLE C. F., 1935. Burr-knot of apple trees ; its relation to crown gall and to vegetative propagation. *J. Hered.*, **16**, p. 313-320.

TUCKER L. R., 1938. Relation between number of carpels and number of cotyledons of the apple. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **35**, p. 9-11.

WILLIAMS E. B., DAYTON D. F., SHAY J. R., 1966. Allelic genes in *Malus* for resistance to *Venturia inaequalis*. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **88**, 52-56.

YOSHIDA Y., TSUCHIYA S., SADAMORI S., 1963. The incompatibility in the cross-pollination of apple varieties and their hybrids. *J. Jap. Soc. hortic. Sci.*, **32**, 96-102, bibl. 14.

YOSHIDA Y., TSUGHIYA S., HANIUDA T., 1964. Frequency of albino seedling in some cross combinations of apples. (Japanese, with English summary 10 lines). *J. Jap. Soc. hortic. Sci.*, **33**, 93-95, bibl. 3 ill.

ZIELINSKI Q. R., 1963. Precocious flowering of pear seedling carrying the cardinal red color gene. *J. Hered.*, **54**, 2, 75-76.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (3), 267-275.

ÉVOLUTION THÉORIQUE AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION DES FRÉQUENCES GÉNIQUES DE L'AUTOINCOMPATIBILITÉ. CONSÉQUENCES POSSIBLES SUR LES VALEURS MOYENNES DE CES GÉNÉRATIONS

M. LENOBLE

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Chez une espèce à autoincompatibilité gamétophytique, telle que *Trifolium repens*, la partie du génome liée au gène *s* peut avoir une action importante sur les caractères à sélectionner. Les méthodes de sélection et de formation de variétés synthétiques peuvent donc différer sensiblement de celles généralement utilisées pour des espèces diploïdes allogames.

INTRODUCTION

Chez les espèces autoincompatibles à contrôle gamétophytique, la série allélique du gène *s* est une barrière efficace à un inbreeding poussé. Le pollen et le pistil possédant le même allèle s_x sont incompatibles et par conséquent l'autofécondation est impossible. L'homozygotie ne peut donc être réalisée que par des croisements consanguins du type frère par sœur, c'est-à-dire d'une façon lente et peu pratique pour le sélectionneur.

Il ne faut pas perdre de vue non plus, que la partie du génome liée à *s* est rendue homogène par inbreeding d'autant plus lentement que le taux de *crossing over* est plus faible.

Considérons donc le segment chromosomique, pour lequel la probabilité de crossing over est nulle ou très faible. L'autoincompatibilité imposera pour chaque individu une hétérogénéité de structure pour ce segment.

Si la fonction de ce segment aboutit à la manifestation d'un caractère quantitatif mesurable, la valeur moyenne d'une population dépendra entre autres des fréquences des divers segments qu'elle possède. Celles-ci sont les mêmes que celles des allèles d'autoincompatibilité qui leur sont associés.

Nous essaierons donc dans cet article de définir une loi d'évolution des fréquences génotypiques pour le gêne s et d'en déduire une loi d'évolution de la valeur moyenne d'une population synthétique simple.

Nous nous limiterons, pour une raison de commodité de calcul, aux cas suivants :

— Les allèles d'autoincompatibilité sont au nombre de trois ou possèdent la même fréquence.

— Il n'y a aucune mutation, sélection ou dérive.

— La probabilité de crossing over à l'intérieur du segment considéré est nulle.

Par souci de simplification les allèles d'autoincompatibilité seront symbolisés par leurs indices. Par exemple $s_1 s_2$ sera écrit 12.

Dans le cadre du groupe de travail sur les plantes fourragères, section « variétés synthétiques », un protocole expérimental a été mis au point qui permettra en partie de vérifier les résultats théoriques développés ci-dessous.

ÉVOLUTION DES FRÉQUENCES GÉNOTYPIQUES

Compte tenu des hypothèses restrictives déjà citées nous pouvons, dans les cas simples, établir des relations entre les fréquences des divers génotypes $s_i s_j$ lorsque l'on passe d'une génération G_n à la génération G_{n+1}.

Nous verrons d'abord le cas des populations hybrides simples, c'est-à-dire le cas des populations issues d'un croisement entre deux génotypes. Ensuite nous étudierons le cas d'une population issue de N constituants de départ de même fréquence.

1. *Cas d'une population à trois allèles* s *d'autoincompatibilité.*

Cette population est issue d'un croisement de départ du type

$$12 \times 23$$

où les plantes-mères ont un allèle en commun. Le tableau 1 ci-dessous représente le passage d'une génération G_n à la génération suivante G_{n+1}.

Il y a trois génotypes possibles : 12, 23 et 13. Chacun de ceux-ci n'est compatible qu'avec un seul type de gamète. Les fréquences génotypiques de la descendance d'une plante sont donc indépendantes des fréquences des gamètes mâles.

Appelons u_{n+1}, v_{n+1}, w_{n+1} les fréquences respectives des génotypes 12, 23, 13. Du tableau 1 nous tirons facilement les relations suivantes :

$$u_{n+1} = \frac{1}{2}(v_n + w_n) = \frac{1}{2} - \frac{u_n}{2}$$

$$v_{n+1} = \frac{1}{2}(u_n + w_n) = \frac{1}{2} - \frac{v_n}{2}$$

$$w_{n+1} = \frac{1}{2}(u_n + v_n) = \frac{1}{2} - \frac{w_n}{2}$$

TABLEAU I

Composition génotypique de deux générations successives dans une population à trois allèles d'autoincompatibilité

o = incompatible.

	Gamètes		
	1	2	3
u_n 12	0	0	13 23
v_n 23	12 13	0	0
w_n 13	0	12 23	0
G_n	G_{n+1}		

Sous forme matricielle nous pouvons écrire :

$$\left\|G_{n+1}\right\| = -\frac{1}{2}\left\|G_n\right\| - \left\|-\frac{1}{2}\right\|$$

et par conséquent

$$\left\|G_{n+1}\right\| = \left(-\frac{1}{2}\right)^{n+1}\left\|G_o\right\| - \left\|\sum_{o}^{n+1}\left(-\frac{1}{2}\right)^{n+1}\right\|$$

Le deuxième terme du deuxième membre s'identifie à une somme de série géométrique de raison $\left(-\frac{1}{2}\right)$. Cette somme est égale à

$$\Sigma = \frac{1}{3} - \frac{1}{3}\left(-\frac{1}{2}\right)^n$$

Les relations de récurrence s'écrivent alors :

$$u_n - \frac{1}{3} = \left(-\frac{1}{2}\right)^n\left(u_o - \frac{1}{3}\right)$$

$$v_n - \frac{1}{3} = \left(-\frac{1}{2}\right)^n\left(v_o - \frac{1}{3}\right)$$

$$w_n - \frac{1}{3} = \left(-\frac{1}{2}\right)^n\left(w_o - \frac{1}{3}\right)$$

Dans notre cas particulier $w_0 = 0$.

A la limite les fréquences génotypiques et les fréquences gamétiques sont toutes égales à 1/3.

L'écart entre la fréquence théorique et la fréquence limite diminue de moitié à chaque génération tout en changeant de signe. Les fréquences successives sont donc alternativement plus fortes et plus faibles que les fréquences limites.

Toutes les fréquences obéissent donc à une loi que l'on peut qualifier d'alternative et qui peut s'écrire :

$$X_n - X_l = \left(-\frac{1}{2}\right)^n (X_o - X_l)$$

ou X_l est la fréquence limite, X_0 la fréquence à la génération G_0.

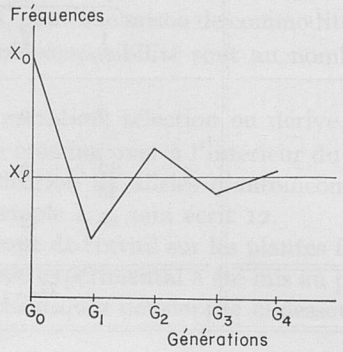


FIG. 1. — *Évolution théorique des fréquences.*
$X_n - X_l = (-\frac{1}{2})^n (X_0 - X_l)$

2. *Cas d'une variété synthétique à 4 allèles* s.

Considérons le croisement de départ du type

$$12 \times 34$$

dont les parents n'ont aucun allèle *s* commun.

Dès la génération G_1, les génotypes 13, 14, 23, 24 appelés « Recombinés », ont des fréquences égales qui ne dépendent donc pas des fréquences relatives des « Parentaux » 12 et 34.

Appelons p_n la fréquence des parentaux 12 + 34, et q_n celle des Recombinés :

$$f_{12} = f_{34} = \frac{p_n}{2} \text{ dès la } G_2$$

$$f_{13} = f_{14} = f_{23} = f_{24} = \frac{q_n}{4}$$

Le tableau 2 représente le passsage d'une génération à la suivante.

On peut écrire :

$$p_{n+1} = \frac{1}{2} q_n = \frac{1}{2} - \frac{p_n}{2}$$

$$q_{n+1} = \frac{1}{2} q_n + p_n = 1 - \frac{q_n}{2}$$

d'où l'on sort les formules de récurrence

$$p_n - \frac{1}{3} = \left(-\frac{1}{2}\right)^n \left(p_o - \frac{1}{3}\right)$$

$$q_n - \frac{2}{3} = \left(-\frac{1}{2}\right)^n \left(q_o - \frac{2}{3}\right)$$

c'est-à-dire la même loi de récurrence que précédemment.

$$X_n - X_l = \left(-\frac{1}{2}\right)^n (X_o - X_l)$$

Dans le cas considéré nous avons $p_0 = 1$ et $q_0 = 0$.

TABLEAU 2

Composition génotypique de deux générations successives dans une population à quatre allèles d'autoincompatibilité

		Gamètes				
		1	2	3	4	
Parentaux p_n	12	0	0	13 23	14 24	Recombinés
	34	13 14	23 24	0	0	
Recombinés q_n	13	0	12 (P) 23 (R)	0	14 (R) 34 (P)	1/2 recombinés
	14	0	12 (P) 24 (R)	13 (R) 34 (P)	0	
	23	12 (P) 13 (R)	0	0	24 (R) 34 (P)	1/2 parentaux
	24	12 (P) 14 (R)	0	23 (R) 34 (P)	0	
		G_n	G_{n+1}			

0 = incompatible.
P = Parentaux.
R = Recombinés.

3. *Cas d'une variété synthétique à N parents et 2 N allèles différents*

En supposant que les parents ont même fréquence au moment de la constitution de la synthétique, la fréquence des allèles s est constamment $\frac{1}{2N}$ et n'a aucune influence sur les fréquences génotypiques.

Les génotypes possibles sont au nombre de $\frac{2N\ (2N - 1)}{2}$.

Le tableau 3 représente le passage d'une génération à la suivante.

TABLEAU 3

Composition génotypique de deux générations successives dans une population à 2N allèles d'autoincompatibilité de fréquences égales.

	Gamètes						
	1	2	3	4	5	... x	
parental							
.							
.							
.			13	14	15	$1x$	
12	0	0	23	24	25	$2x$	Recombinés
.							
.							
.							
recombiné							
.							
.							
.		12 (P)		14	15	$1x$	parentaux +
13	0	23	0	34 (P)	35	$3x$	recombinés
.							
.							
.							
G_n	$G_n + 1$						

Nous observons que :

Les génotypes parentaux ne donnent que des recombinés.

Les génotypes recombinés sont compatibles avec 2 N — 2 allèles donnant 2(2N — 2) génotypes différents. Parmi ceux-ci deux seulement sont des parentaux.

On écrit donc les équations suivantes :

$$p_{n+1} = \frac{q_n}{2N - 2}$$

$$q_{n+1} = p_n + \left(1 - \frac{1}{2N - 2}\right) q_n$$

On démontre facilement que la matrice de génération est analogue à celles déjà trouvées, et que par conséquent, nous avons les mêmes lois de récurrence.

Les fréquences limites se calculent facilement :

$$P = \frac{N}{N(2N - 1)} = \frac{1}{2N - 1}$$

$$R = 1 - \frac{2N - 1}{1} = \frac{2(N - 1)}{2N - 1}$$

et les formules de récurrence s'établissent comme suit :

$$\begin{aligned} P_n - \frac{1}{2N-1} &= \left(-\frac{1}{2N-2}\right)^n \left(p_o - \frac{1}{2N-1}\right) \\ q_n - \frac{2N-2}{2N-1} &= \left(-\frac{1}{2N-2}\right)^n \left(q_o - \frac{2N-2}{2N-1}\right) \end{aligned} \qquad (1)$$

Les fréquences génotypiques tendent toutes vers la même limite :

$$\frac{1}{N\,(2N-1)}.$$

Les écarts entre fréquence observée et fréquence limite sont d'autant plus faibles, une génération donnée, que le nombre de constituants de départs, N est grand.

Enfin la fréquence limite de la classe parentale est d'autant plus faible que N est grand.

VALEUR MOYENNE D'UNE SYNTHÉTIQUE A « N » CONSTITUANTS DE DÉPART

Supposons que le fonctionnement du fragment chromosomique lié à s aboutisse à un caractère quantitatif. A chaque génotype $s_i s_j$, correspond une valeur qui dépend du poids génétique individuel des allèles et de leur interaction.

Dans le cas d'une synthétique à N constituants de départ différents et de fréquences égales, nous avons vu qu'à l'intérieur des classes « parentales » ou « recombinées » les fréquences génotypiques sont égales.

Par conséquent, nous pouvons attribuer à chacune des classes une valeur moyenne qui ne varie pas au cours des générations de multiplication.

Appelons m_0 la valeur moyenne des parentaux, c'est-à-dire de la G_0, m_1 celle des recombinés ou de la G_1, m_n celle de la G_n. En l'absence d'interactions entre génotypes telles que la compétition, on peut écrire :

$$m_n = m_o p_n + m_1 q_n$$

ou encore

$$m_n = m_1 + (m_o - m_1)\, p_n$$

La valeur moyenne m_n obéit donc, comme p_n à une loi alternative. Sa valeur limite étant M, on a :

$$M = m_1 + (m_o - m_1)\, P \qquad (2)$$

et

$$m_n - M = (m_o - m_1)\,(p_n - p)$$

ou encore en tenant compte de l'équation (1)

$$m_n - M = \left(-\frac{1}{2N-2}\right)^n (m_o - m_1)\,\frac{2N-2}{2N-1} \qquad (3)$$

Des équations (2) et (3) découlent deux observations importantes :

a) Le sens de variation de la moyenne entre G_0 et G_1, c'est-à-dire le signe de $(m_0 - m_1)$ détermine les générations les plus favorables. En effet :

Si $m_0 < m_1$ nous avons $m_1 > m_3 > m_5 \ldots > m_4 > m_2 > m_0$

et les générations impaires sont supérieures aux générations paires.

Si $m_0 > m_1$ nous avons le cas inverse.

b) En augmentant le nombre de constituants de départ nous diminuons l'écart à la limite à une génération donnée, et cette limite elle-même diminue. D'un point de vue pratique, plus on augmente le nombre de constituants, moins la valeur moyenne s'écarte de celle de la G_1.

CONCLUSION

L'existence d'allèles *s* d'autoincompatibilité a pour conséquence une grande hétérogénéité en ce qui concerne le segment chromosomique lié à cet allèle. On peut penser que la sélection naturelle a pu associer aux allèles *s* des ensembles géniques contrôlant la faculté d'adaptation. Chez le Trèfle blanc, par exemple, il se peut que les divers types morphologiques (*hollandicum*, sauvage, *Ladino*) qui correspondent à des aires d'adaptation très différentes, soient l'aboutissement du fonctionnement de tels ensembles.

Il semble donc indispensable que le sélectionneur étudie l'influence de ces ensembles sur les caractères quantitatifs qu'il désire sélectionner : surface foliaire, hauteur, exigences photopériodiques, etc.

En effet, pour tous les caractères liés à *s*, l'inbreeding ne peut apporter aucun progrès, et il faudra sélectionner les structures intéressantes en testant des croisements diallèles. Pour utiliser une terminologie familière, nous dirons qu'il faut rechercher les allèles *s* ayant une aptitude générale à la combinaison et les allèles s_x, s_y dont l'association est bénéfique.

D'autre part le mode de formation des variétés synthétiques devra tenir compte :

a) de la vigueur des génotypes parentaux et recombinés respectivement pour déterminer le rang de la génération la plus favorable ;

b) du nombre d'allèles d'autoincompatibilité qui agit sur l'amplitude de variation de vigueur, d'une part par son influence sur les fréquences des génotypes $s_x s_y$, d'autre part par le taux de consanguinité pour les gènes non liés à *s*.

Reçu pour publication en avril 1967.

SUMMARY

THEORETICAL DEVELOPMENT IN THE COURSE OF GENERATIONS OF THE MULTIPLICATION OF GENETIC STRUCTURES LINKED TO A GAMETOPHYTIC AUTOINCOMPATIBILITY GENE

In a species with gametophytic autoincompatibility, such as *Trifolium repens*, the part of the genome linked to the gene can have a significant effect on the characteristics to be selected. The mean value of a simple synthetic population is thus a function of the frequencies of the various component genotypes $s_x s_y$.

In the course of generations of multiplications, these frequencies obey an alternative law (fig. 1) being the general formula :

$$X_n - X_e = (-k)^n(X_o - X_l)$$

with $o < k < 1$ and X_l being the limit frequency.

By considering only the effect of the chromosomic segment associated with S the mean value of one generation thus follows an analogous law.

The methods of selection and formation of synthetic varieties can thus differ considerably from those generally used for allogamous diploid species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASCHER P. D., 1966. A gene action model to explain gametophytic self incompatibility. *Euphytica*, **15**, 2, 179-182.

FISHER R. A., 1961. A model for generation of self sterility allels. *J. theoret. Biol.*, **1**, 411-14.

LI C. C., *Population genetics*, 366 p. Univ. Chicago Press.

LUNDQVIST A., 1963. The genetics of incompatibility. *Proc. 11 th internation. Congr. Genet.*, **3**, 637-47.

REIMANN P., 1963 The application of incompatibility in Plant Breeding. *Proc. 11th internation. Congr. Genet.*, **3**, 649-56.

EWENS W. J., 1964. On the problem of self sterility allels. *Genetics*, **50**, 6, 1433-38.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (3), 277-290.

STRUCTURE ET ÉVOLUTION AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION EN PANMIXIE D'UN HYBRIDE AUTOTÉTRAPLOÏDE

P. GUY, G. GENIER

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Chez les autotétraploïdes, la distribution du génome entre les cinq formes possibles: *aaaa*, *aaab*, *aabb*, *abcc*, *abcd*, permet de définir la structure d'un individu aussi bien que celle d'une population.

L'étude théorique d'un hybride quelconque permet de définir sa structure aussi bien en première génération F_1 qu'à l'équilibre (F_∞) et de suivre l'évolution de la fraction homogène ou monoallélique des gamètes produits au cours des générations de multiplication.

INTRODUCTION

Un certain nombre de travaux pour la plupart assez récents (K. MATHER, 1935; H. L. CARNAHAN, 1960; Y. DEMARLY, 1963 ; T. H. BUSBICE, 1966), ont permis de mettre en évidence le comportement des autotétraploïdes sous régime d'autofécondation et ce tant du point de vue expérimental que théorique. Les études se rapportant aux croisements diallèles sont également assez nombreuses, par contre l'évolution au cours des générations de multiplication des variétés synthétiques et celle des hybrides est moins bien connue, son étude beaucoup plus récente. (W. R. KERHR 1961) ; Y. DEMARLY, 1963 ; C. H. HANSON, 1964; B. BERNINGER, 1966; P. GUY, 1966; A. GALLAIS, 1966).

L'étude expérimentale de l'évolution des hybrides (ou des synthétiques à deux constituants) chez les autotétraploïdes allogames met généralement en évidence une diminution de vigueur au cours des générations de multiplication. Précisons que le taux d'autofécondation, — probablement assez faible — n'est généralement pas contrôlé.

La plupart des espèces autotétraploïdes cultivées ((*Dactylis glomerata* L., *Medicago sativa* L. ...) sont multipliées par voie sexuée avant leur commercialisation ; une méthode rationnelle de sélection vis-à-vis du caractère « vigueur » doit donc tenir compte, non seulement du niveau de vigueur obtenu à la première génération (communement notée F_1 s'il s'agit d'un hybride, Syn_1 s'il s'agit d'une variété synthétique), mais encore de l'évolution de cette vigueur au cours des générations de multiplication : l'étude de cette évolution en conditions panmictiques de multiplication constitue précisément l'objet de ce travail. De façon à faciliter certains calculs, nous avons été amenés à proposer un certain nombre d'hypothèses simplificatrices :

absence de division pseudo-équationnelle $\alpha = 0$;
fréquence faible de tous les allèles de la population originelle ;
indépendance entre les plantes mères ;
absence de mutations et de sélection.

Nous envisagerons successivement :

1. Les caractéristiques générales d'une plante autotétraploïde ;
2. La structure d'un hybride F_1 ;
3. La structure de la population hybride à l'état d'équilibre.

I. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES D'UNE PLANTE AUTOTÉTRAPLOÏDE

Le génome d'une plante autotétraploïde quelconque peut se répartir entre cinq états différents.

TABLEAU I

Caractéristiques des différentes structures possibles d'une plante autotétraploïde pour $\alpha = 0$

		Structure	Proportion P*n* de gamètes homogènes fournis	Allèles différents
Monogénique	y_1	*aaaa*	1	1
Digénique simplex	y_2	*aaab*	1/2	2
Digénique duplex .	y_3	*aabb*	1/3	2
Trigénique	y_4	*abcc*	1/6	3
Tétragénique	y_5	*abcd*	0	4
	1		P*n*	$\bar{f}$

Pour un locus donné, un gamète d'autotétraploïde, peut exister sous deux formes : l'une homogène ou monoallélique *aa*, l'autre hétérogène ou biallélique *ab* ; par ailleurs le nombre de loci indépendants étant certainement grand, les gamètes d'une plante ont statistiquement tous la même fraction P*n* homogène (*aa*).

En supposant que $\alpha = 0$, la fraction homogène ou monoallélique d'un gamète s'écrira : (DEMARLY, 1963).

$$Pn = y_1 + \frac{y_2}{2} + \frac{y_3}{3} + \frac{y_4}{6} \qquad (1)$$

et $\bar{f}$, nombre moyen d'allèles différents par locus sera :

$$\bar{f} = y_1 + 2(y_2 + y_3) + 3y_4 + 4y_5 \qquad (2)$$

II. — CAS DU CROISEMENT DE DEUX PLANTES : ÉTUDE DE LA STRUCTURE DE LA POPULATION HYBRIDE EN PREMIÈRE GÉNÉRATION F_1

Nous ferons au départ deux hypothèses supplémentaires :

1. Les deux plantes sont indépendantes, c'est-à-dire n'ont aucune relation de parenté donc d'identité.

2. Le nombre d'allèles par locus est grand et leurs fréquences sont toutes faibles.

a) *Cas général de la population hybride*

Dans ces conditions, en ce qui concerne la partie du génome responsable des variations de vigueur, les allèles de chacune des plantes sont différents. Il convient en effet de préciser ici qu'au niveau d'une espèce ou d'une population naturelle, il

TABLEAU 2

Structure de la population hybride en première génération F_1 évaluée à partir de Pn et P'n fractions homogènes des gamètes parentaux

Exemple : y_{4H} du type *aabc* ne peut provenir que de la combinaison de gamètes *aa* et *bc*. (Les combinaisons de type *ab* et *ac* par exemple sont exclues : les plantes mères sont par hypothèse indépendantes).

$$P_r(aa) = Pn \quad \text{ou } P'n$$
$$P_r(bc) = (1 - Pn) \quad \text{ou } (1 - P'n)$$

Structure de l'hybride F_1	Cas général	Cas particulier de 2 plantes de même structure	Nombre d'allèles
y_{1H}	0		
y_{2H}	0		
y_{3H}	$Pn \cdot P'_n$	Pn^2	2
y_{4H}	$Pn(1 - P'_n) + P'_n(1 - Pn)$	$2\,Pn(1 - Pn)$	3
y_{5H}	$(1 - Pn) \cdot (1 - P'_n)$	$(1 - Pn)^2$	4

peut exister une partie fixée, cette partie du génome stable échappe à notre étude ; nous devons admettre ici — dernière hypothèse restrictive — qu'elle n'est pas responsable d'une variation de la vigueur, c'est-à-dire qu'elle n'a pas d'interaction avec la partie variable du génome.

Compte tenu de ces restrictions, la structure de la population hybride F_1 est présentée dans le tableau 2.

Comme précédemment — formule 1 — nous pouvons calculer la fraction homogène des gamètes de la population hybride :

$$Pn_H = \frac{Pn + P'n}{6} \quad \text{ou} \quad \frac{Pn}{3} \quad \text{si} \quad Pn = P'n \tag{3}$$

Ce premier résultat est remarquable : *la fraction homogène des gamètes de la population hybride dans le cas de croisements entre plantes indépendantes se trouve être 3 fois plus faible que celle des gamètes parentaux.*

Ce coefficient $\frac{1}{3}$ avait déjà été mis en évidence par DEMARLY (1963). L'auteur montrait qu'au niveau d'un seul allèle de fréquence p, dans une population se reproduisant en panmixie, on avait la relation :

$$Xn - k = \left(\frac{2 - \alpha}{6}\right)^n (Xo - k)$$

dans laquelle X_n est la proportion de gamètes homogènes à la n ième génération et X_o celle des gamètes homogènes à la génération de départ.

La généralisation au cas de n allèles équifréquents mettait en évidence le même coefficient $\frac{1}{3}$. Remarquons que nous nous trouvons ici dans un cas à la fois général — non équifréquence — et particulier $\alpha = 0$.

Au passage, remarquons l'intérêt présenté par les cas limites.

α — le croisement de deux lignées pures ($Pn = 1$) produit un hybride dont les gamètes sont homogènes pour 1/3 de leur structure seulement, le gain de vigueur obtenu est important.

β — le croisement de deux plantes tétragéniques au contraire, produit un hybride dont les gamètes sont totalement hétérogènes : les plantes mères et l'hybride ont l'hétérogénéité de structure maxima : la vigueur est la même, le gain est nul.

Nous savons que nous retrouvons dans une population hybride la totalité des différents allèles présents chez les plantes mères. Si celles-ci sont indépendantes, le nombre d'allèles que nous retrouvons dans une population hybride représente exactement la somme des allèles apportés par chaque parent. Cela ne veut bien sûr pas dire, ainsi que nous le verrons ultérieurement (*b*), que chaque plante hybride possède la totalité des différents allèles possibles.

$$\bar{f}_H = [y_1 + 2(y_2 + y_3) + 3y_4 + 4y_5] + [y'_1 + 2(y'_2 + y'_3) + 3y'_4 + 4y'_5]$$

Il est possible de diviser l'ensemble des loci en 8 sous-ensembles à 1, 2, ..., 8 allèles. $\bar{f}_H$ représente le nombre total moyen d'allèles de la population pondéré en fonction de

ces sous-ensembles. En première approximation, les différentes structures $y_1, y_2, \ldots, y_5$ ont la même probabilité d'exister pour tous les loci chez les plantes mères. (Nous savons qu'en fait la distance du locus au centromère affecte la réalisation de ces structures.)

Les proportions exactes de ces 8 sous-ensembles peuvent être calculées. Le tableau 3 regroupe les résultats obtenus et permet de définir une matrice colonne $\| N \|$.

TABLEAU 3

Répartition des loci de la population hybride en fonction du nombre d'allèles-Matrice $\| N \|$

Nombre d'allèles par locus	Proportion cas général	Cas particulier identité de structure des plantes mères
1...	0	0
2...	$y_1y'_1$	y_1^2
3...	$y_1y'_2 + y'_1y_2 + y_1y'_3 + y'_1y_3$	$2\,y_1(y_2 + y_3)$
4...	$y_2y'_3 + y'_2y_3 + y_2y'_2 + y_3y'_3 + y_1y'_4 + y'_1y_4$	$2\,y_1y_4 + (y_2 + y_3)^2$
5...	$(y_2 + y_3)y'_4 + (y'_2 + y'_3)y_4 + y_1y'_5 + y'_1y_5$	$2\{y_4(y_2 + y_3) + y_1y_5\}$
6...	$y_4y'_4 + y_5(y'_2 + y'_3) + y'_5(y_2 + y_3)$	$y_4^2 + 2\,y_5(y_2 + y_3)$
7...	$y_5y'_4 + y'_5y_4$	$2\,y_5y_4$
8...	$y_5y'_5$	y_5^2

b) Cas particulier d'une plante hybride

Considérons une plante de la population précédente, pour cette plante, Pn_H est le même que celui de la population [cf. (3)]. La plante, contrairement à la population, possédant au maximum 4 allèles, et non plus 8, la répartition des loci se réduira à 4 sous-ensembles de 1 à 4 allèles.

Le nombre moyen d'allèles d'une plante hybride est :

$$\bar{f}_{Hpl} = (2 - Pn) + (2 - P'n) \quad \text{ou} \quad 2(2 - Pn) \text{ si } Pn = P'n$$

soit en remplaçant Pn par sa valeur (1) $y_1 + \frac{y_2}{2} + \frac{y_3}{3} + \frac{y_4}{6}$

$$\bar{f}_{Hpl} = 2\left(y_1 + \frac{3}{2}\,y_2 + \frac{5}{3}\,y_3 + \frac{11}{6}\,y_4 + 2y_5\right) \leqslant \bar{f}_H$$

si les deux plantes mères ont même structure.

Le choix d'une seule plante dans la population entraîne donc une perte allélique mesurée par $\bar{f}_H - f_{Hpl}$; elle est d'autant plus grande que la population hybride est plus hétérogène.

III. — ÉVOLUTION EN PANMIXIE ET CARACTÉRISTIQUES A L'ÉQUILIBRE D'UNE POPULATION HYBRIDE

Comme précédemment, nous supposerons toujours au départ qu'il n'y a pas de double-réduction : $\alpha = 0$, et que l'évolution en panmixie se fait en absence de sélection, de mutation et de dérive.

Chaque sous-ensemble de loci aura une évolution propre qui sera fonction uniquement du nombre d'allèles, de leur fréquence et de la loi de reproduction.

En conditions panmictiques, la richesse allélique à chaque locus restera inchangée au cours des générations de multiplication donc nous sommes dans les conditions de la F_1 :

$$\bar{f}_{He} = [y_1 + 2(y_2 + y_3) + 3y_4 + 4y_5] + [y'_1 + 2(y'_2 + y'_3) + 3y'_4 + 4y'_5] \quad (1)$$

La structure de chaque locus de la population hybride à l'équilibre découle de l'équilibre résultant de la combinaison initiale des génomes de type :

$$y_1 \times y_1, \ldots, y_1 \times y_4, \ldots, y_2 \times y_3, \ldots, y_3 \times y_4, \ldots, y_5 \times y_5.$$

Ayant supposé les plantes-mères de l'hybride indépendantes, nous pouvons estimer la fraction homogène des gamètes apportée par chaque structure. A titre d'exemple considérons le croisement élémentaire :

$y_1 \times y_3$ $\qquad$ $aaaa \times bbcc$

Gamètes parentaux $\qquad$ (aa) et $\left(\frac{1}{6}\, bb, \frac{1}{6}\, cc, \frac{4}{6}\, bc\right)$

Population allélique à l'équilibre. $\qquad$ $Pr\ a = \frac{4}{8}$, $Pr\ b = \frac{2}{8}$, $Pr\ c = \frac{2}{8}$

Population gamétique à l'équilibre.

$$Pr\ (aa) = \left(\frac{4}{8}\right)^2 \qquad Pr\ (bc) = 2 \times \frac{2}{8} \times \frac{2}{8}$$

$$Pr\ (bb) = \left(\frac{2}{8}\right)^2 \qquad Pr\ (ac) = 2 \times \frac{2}{8} \times \frac{4}{8}$$

$$Pr\ (cc) = \left(\frac{2}{8}\right)^2 \qquad Pr\ (ab) = 2 \times \frac{2}{8} \times \frac{4}{8}$$

Le tableau 4 regroupe les fractions homogènes des gamètes apportés à l'équilibre dans la population résultant du croisement des structures élémentaires.

Le tableau 5 donnera pour toutes les combinaisons possibles, la fraction homogène des gamètes en additionnant les valeurs respectives attachées à chaque structure.

(1) e = équilibre.

Considérons à l'équilibre, l'hybride résultant du croisement de deux plantes-mères l et l' de structure $(y_1, y_2, y_3, y_4, y_5)$ et $(y'_1, y'_2, y_3, y'_4, y_5)$.

TABLEAU 4

Fraction homogène des gamètes apportée à l'équilibre dans la population résultant du croisement de chaque structure élémentaire

Structure		Fraction homogène des gamètes	
y_1	*aaaa*	$\left(\frac{4}{8}\right)^2$	$\left(\frac{8}{32}\right)$
y_2	*aaab*	$\left(\frac{3}{8}\right)^2 + \left(\frac{1}{8}\right)^2$	$\left(\frac{5}{32}\right)$
y_3	*aabb*	$2\left(\frac{2}{8}\right)^2$	$\left(\frac{4}{32}\right)$
y_4	*abcc*	$2\left(\frac{2}{8}\right)^2 + \left(\frac{2}{8}\right)^2$	$\left(\frac{3}{32}\right)$
y_5	*abcd*	$4\left(\frac{1}{8}\right)^2$	$\left(\frac{2}{32}\right)$

TABLEAU 5

Fraction homogène des gamètes fournie à l'équilibre par l'hybride résultant de la combinaison des différentes structures élémentaires

		y_1 $\frac{8}{32}$	y_2 $\frac{5}{32}$	y_3 $\frac{4}{32}$	y_4 $\frac{3}{32}$	y_5 $\frac{2}{32}$
y'_1	$\frac{8}{32}$	$\frac{16}{32}$	$\frac{13}{32}$	$\frac{12}{32}$	$\frac{11}{32}$	$\frac{10}{32}$
y'_2	$\frac{5}{32}$	$\frac{13}{32}$	$\frac{10}{32}$	$\frac{9}{32}$	$\frac{8}{32}$	$\frac{7}{32}$
y'_3	$\frac{4}{32}$	$\frac{12}{32}$	$\frac{9}{32}$	$\frac{8}{32}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{6}{32}$
y'_4	$\frac{3}{32}$	$\frac{11}{32}$	$\frac{8}{32}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{6}{32}$	$\frac{5}{32}$
y'_5	$\frac{2}{32}$	$\frac{10}{32}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{6}{32}$	$\frac{5}{32}$	$\frac{4}{32}$

La fraction homogène moyenne des gamètes produits par l'hybride à l'équilibre est obtenue en multipliant chaque valeur du tableau 5 par les probabilités respectives propres de réalisation ;

Soit en sommant

$$\text{si } R = 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5 \text{ et}$$
$$R' = 8y'_1 + 5y'_2 + 4y'_3 + 3y_4 + 2y'_5$$

$$\boxed{Pn_{He} = \frac{R + R'}{32}} \quad (6)$$

Nous obtenons ainsi la valeur exacte de la fraction homogène des gamètes de la population hybride à l'équilibre.

TABLEAU 6

Calcul de la fraction homogène moyenne des gamètes produits par l'hybride à l'équilibre

$Pn = 1/32$	$16y_1y'_1 + 13y_2y'_1 + 12y_3y'_2 + 11y_4y'_1 + 10y_5y'_1 +$ $13y_1y'_2 + 10y_2y'_2 + 9y_3y'_2 + 8y_4y'_2 + 7y_5y'_2 +$ $12y_1y'_3 + 9y_2y'_3 + 8y_3y'_3 + 7y_4y'_3 + 6y_5y'_3 +$ $11y_1y'_4 + 8y_2y'_4 + 7y_3y'_4 + 6y_4y'_4 + 5y_5y'_4 +$ $10y_1y'_5 + 7y_2y'_5 + 6y_3y'_5 + 5y_4y' + 4y_5y'_5$

Soit en développant :

$Pn = 1/32$	$y'_1(16y_1 + 13y_2 \times 12y_3 + 11y_4 + 10y_5) +$ $y'_2(13y_1 + 10y_2 + \ldots$

Soit maintenant en mettant en évidence le total $y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5 = 1$:

$Pn = 1/32$	$y'_1\{8(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5) + 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5\} +$ $y'_2\{5(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5) + 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5\} +$ $y'_3\{4(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5) + 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5\} +$ $y'_4\{3(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5) + 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 4y_4 + 2y_5\} +$ $y'_5\{2(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5) + 8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5\} +$

Soit au total :

$Pn = 1/32$	$\{(8y'_1 + 5y'_2 + 4y'_3 + 3y'_4 + 2y'_5) + (8y_1 + 5y_2 + 4y_3 + 3y_4 + 2y_5)\}$ R' R $\Rightarrow Pn = \frac{R + R'}{32}$

Dans le cas particulier où les 2 plantes mères ont même structure, nous avons :

$$\boxed{Pn_{He} = \frac{R}{16}}$$

Nous pouvons de même estimer pour chaque sous-ensemble de loci, la fraction homogène des gamètes.

Notons que f_{He} est toujours supérieur ou égal $\frac{1}{Pn_{He,}}$ rapport qui définit le nombre

d'allèles moyen apparent. Ainsi pour un nombre donné d'allèles, l'hétérogénéité est maxima lorsqu'il y a équifréquence (cf. GALLAIS, 1967).

De cette étude ressort un résultat capital :

Dans tous les cas la vigueur d'un hybride entre plantes mères indépendantes diminue au cours des générations de multiplication car :

$$\frac{Pn_{H_e}}{Pn_{H_1}} \geqslant \frac{3}{2} \qquad (7)$$

Nous connaissons ainsi pour la population hybride à l'équilibre ; la répartition en sous-ensembles à 1, 2, ..., 8 allèles (cf. tabl. 3), le nombre total moyen d'allèles et lafraction homogène des gamètes. Reste à déterminer la structure moyenne de la population.

TABLEAU 7

Comparaison des valeurs de Pn vraies et approchées exprimées en 1/32

Exemple : $y_1 \times y_3$.

Le croisement élémentaire contient $1 + 2 = 3$ allèles différents donc P*n* dans le cas d'équifréquence est égal à $\frac{1}{3}$ ou $\frac{10{,}7}{32}$.

P*n* réel (en gras).

P*n* calculé selon l'hypothèse de l'équifréquence (en romain).

	y_1	y_2	y_3	y_4	y_5
y_1	**16** 16 $\left(\frac{32}{2}\right)$	**13** 10,7 $\left(\frac{32}{3}\right)$	**12** 10,7	**11** 8 $\left(\frac{32}{4}\right)$	**10** 6,4 $\left(\frac{32}{5}\right)$
y_2		**10** 8	**9** 8	**8** 6,4	**7** 5,3 $\left(\frac{32}{6}\right)$
y_3			**8** 8	**7** 6,4	**6** 5,3
y_4				**6** 5,3	**5** 4,6 $\left(\frac{32}{7}\right)$
y_5					**4** 4 $\left(\frac{32}{8}\right)$

Les valeurs exactes $(y_1, y_2, \ldots, y_3)$ ne peuvent être obtenues qu'en tenant compte des structures de départ ce qui entraîne des calculs devenant rapidement très longs. Ces calculs sont au contraire bien simplifiés si nous supposons l'équifréquence dans chaque sous-ensemble. Cette hypothèse entraîne un biais systématique. Il s'ensuit une surestimation de l'hétérogénéité de structure. Il est heureusement possible d'obtenir une estimation satisfaisante du biais introduit par l'hypothèse de l'équi-

fréquence : il suffit de comparer $\bar{f}_H$ nombre réel d'allèles de la population à $\frac{1}{Pn_H}$ nombre apparent d'allèles ; lorsque ces deux valeurs sont égales, le biais est nul ($Pn = \frac{1}{f}$ dans le cas d'équifréquence).

A titre d'exemple, nous avons pu calculer. à l'équilibre pour un hybride issu du croisement de deux lignées ayant subi 10 générations d'autofécondation les valeurs de Pn « vrai », de Pn biaisé par l'hypothèse de l'équifréquence, de y_1 « vrai » et de y_1 « biaisé » :

Pn vrai	= 0,439	y_1 vrai	= 0,081
Pn approché	= 0,393	y_1 approché	= 0,098

Il ressort que la surestimation est de l'ordre de 10 p. 100.

De façon générale, nous pouvons connaître pour chaque croisement élémentaire, le biais provoqué par l'hypothèse de l'équifréquence (tabl. 7). l'erreur relative commise sur l'estimation de Pn varie de 0 à 36 p. 100 ; elle est de 12 p. 100 en moyenne par défaut, l'erreur absolue dans l'estimation de $y_1, \ldots, y_5$ étant de l'ordre de quelques p. 100.

Nous pouvons calculer la répartition exacte des sous-ensembles, dans la population à partir de la connaissance de la structure des plantes mères, la valeur exacte de la fraction homogène des gamètes, la valeur approchée de $y_1, \ldots, y_5$. L'hypothèse simplificatrice de l'équifréquence semble justifiée, le biais qu'elle entraîne restant en fait assez faible compte renu des hypothèses de départ ($\alpha = 0$, nombre d'allèles élevé)

Nous pouvons dans ces conditions essayer de voir quelle sera en fonction du nombre d'allèles la structure d'équilibre en panmixie dans l'hypothèse précédente de l'équifréquence.

a) *Estimation des structures d'équilibre en panmixie dans le cas d'équifréquence en fonction du nombre d'allèles* (Y. DEMARLY, 1963)

Soit f le nombre d'allèles ;

x le p. 100 d'un type de gamètes homogènes $\frac{1}{f^2}$

y le p. 100 d'un type de gamètes hétérogènes $\frac{2}{f^2}$

Structures d'équilibre	y_{1e}	y_{2e}	y_{3e}	y_{4e}	y_e
formes	*aaaa* *bbbb*	*aaab* *aaac*	*aabb* *bbcc*	*abcc* *aabc*	*abcd* *bcde* ....
nombre de formes	f	$f(f-1)$	$\binom{f}{2}$	$3\binom{f}{3}$	$\binom{f}{4}$
fréquence d'un génotype	x^2	$2xy$	$2x^2 + y^2$	$2xy + 2y^2$	$6y^2$

(1)

(1) $\binom{j}{2} = c_p^2 = \frac{f!}{(f-2)!\,2!}$

fréquence des structures	$\frac{1}{f^3}$	$\frac{4(f-1)}{f^3}$	$\frac{3(f-1)}{f^3}$	$\frac{6(f-1)(f-2)}{f^3}$	$\frac{(f-1)(f-2)(f-3)}{f^3}$	(8)

b) *Estimation de la structure d'équilibre en panmixie d'une population issue du croisement de 2 plantes indépendantes*

Chaque locus possèdera comme nous l'avons vu, de 1 à 8 allèles. Les résultats précédents permettent de dresser un tableau donnant la structure de chacun des sous-ensembles (cf. tabl. 8).

TABLEAU 8

Structure à l'équilibre des différents sous ensembles de loci d'un croisement quelconque entre 2 plantes pour $\alpha = 0$. Matrice $\| S \|$

Structure d'équilibre	Nombre d'allèles par locus							
	1	2	3	4	5	5	7	8
y_{1e}	1	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{27}$	$\frac{1}{64}$	$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{216}$	$\frac{1}{343}$	$\frac{1}{512}$
y_{2e}	0	$\frac{4}{8}$	$\frac{8}{27}$	$\frac{12}{64}$	$\frac{16}{125}$	$\frac{20}{216}$	$\frac{24}{343}$	$\frac{28}{512}$
y_{3e}	0	$\frac{3}{8}$	$\frac{6}{27}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{12}{125}$	$\frac{15}{216}$	$\frac{18}{343}$	$\frac{21}{512}$
y_{4e}	0	0	$\frac{12}{27}$	$\frac{36}{64}$	$\frac{72}{125}$	$\frac{120}{216}$	$\frac{180}{343}$	$\frac{252}{512}$
y_{5e}	0	0	0	$\frac{6}{64}$	$\frac{24}{125}$	$\frac{60}{216}$	$\frac{120}{343}$	$\frac{210}{512}$

Ce tableau de coefficients définit une matrice $\| S \|$

Si nous appelons $\| Y \|$, la matrice colonne $\begin{Vmatrix} y_{1e} \\ y_{2e} \\ y_{3e} \\ y_{4e} \\ y_{5e} \end{Vmatrix}$ de la population hybride à l'équilibre, nous avons

$$\| Y \| = \| S \| \times \| N \| \qquad (9)$$

(cf. tabl. 3).

$\| Y \|$ et $\| N \|$ sont des matrices colonnes, $\| Y \|$ représente les structures d'équilibre, $\| N \|$ représente la probabilité d'avoir 1, 2, ..., 8 allèles par locus, le calcul des structures y_{1e}, y_{2e}, y_{3e}, y_{5e} est très simple à l'équilibre.

Ainsi à titre d'exemple dans le cas d'identité des structures des plantes mères :

$$y_{1e} = 0 + \frac{1}{8} y_1^2 + \frac{1}{27} 2y_1 (y_2 + y_3) + \cdots + \frac{1}{512} y_5^2$$

$$y_{2e} = 0 + \frac{4}{8} y_1^2 + \cdots + \frac{28}{512} y$$

$$\cdots$$

$$y_{5e} = 0 + 0 + 0 + \frac{6}{64} \left[2y_1 y_4 + (y_2 + y_3)^2 \right] + \cdots + \frac{210}{512} y$$

Comme au niveau de l'hybride F_1, nous venons de voir comment il était possible de calculer la répartition en sous-ensembles à 1, 2, ..., 8 allèles, le nombre moyen d'allèles et la fraction homogène des gamètes. Les calculs aboutissant à l'équation (9) montrent maintenant quelle méthode permet de connaître la structure d'équilibre d'une population hybride.

DISCUSSION

Cette étude prolonge les travaux théoriques et expérimentaux se rapportant aux phénomènes d'inbreeding.

Compte tenu des hypothèses de départ — absence de division pseudo-équationnelle, indépendance entre plantes mères, fréquences alléliques faibles dans la population originelle — elle propose une explication du phénomène de reconstitution de la vigueur hybride et essaie de prévoir l'évolution de celle-ci en conditions panmictiques.

Ce travail devrait permettre d'étudier la structure d'hybrides simples et d'hybrides doubles réalisés à partir des plantes mères de niveau d'inbreeding quelconque.

L'hypothèse la plus importante est certainement celle des faibles fréquences alléliques de départ ; quelle est sa valeur, est-elle justifiée ? Ce paramètre est l'un des plus importants à connaître et il décidera de la structure des prochaines variétés : hybrides simples, hybrides doubles ou variétés synthétiques.

Par ailleurs, nous connaissons de nombreux cas de polyallélie : série S (allèles d'autostérilité chez les plantes supérieures), série W (pigmentation de l'œil chez la drosophile), déterminisme de la coloration du pelage chez la souris ou le lapin ... ce polyallélisme est vraisemblablement un phénomène très général.

Différents corollaires découlent immédiatement de cette hypothèse :

— La structure de la population panmictique de départ devrait être à dominante tétragénique. T. H. Busbice (1966) apporte des éléments expérimentaux, Y. Demarly (1967) présente des données théoriques en développant la notion de linkat.

— Deux plantes tirées au hasard doivent être indépendantes et fixer des allèles différents.

Jusqu'ici seule l'importance de la structure génétique a été étudiée, la valeur propre des allèles n'a pas été envisagée. Il semble donc logique de poser le problème

des gènes majeurs et des loci fixés. Ces éléments répondent à la sélection classique, ils entreront dans les composantes de la variance inter-hybride, le sens d'évolution au cours des générations de multiplication n'en sera donc pas modifié.

Il semble rationnel qu'une méthode d'amélioration des plantes vise à accumuler à l'intérieur d'une structure le maximum de gènes et d'interactions favorables, ce qui suppose une base génétique assez étroite ; mais elle doit par ailleurs réaliser une structure suffisamment hétérogène pour permettre une bonne expression du phénomène de superdominance de façon à limiter les risques de diminution de vigueur au cours des générations de multiplication. Des études ultérieures doivent définir l'intérêt relatif des hybrides et des variétés synthétiques à faible nombre de constituants.

CONCLUSION

Nous avons vu que chez les autotétraploïdes, une plante tout comme une population pouvait être définie par :

— l'évaluation des pourcentages respectifs des cinq structures possibles, *aaaa, aaab, aabb, abcc, abcd.*

— la répartition des loci en sous-ensembles définis par le nombre d'allèles.

— P*n* fraction homogène ou monoallélique des gamètes.

Compte tenu des hypothèses de départ, ces éléments sont exprimés par des fonctions simples, pour un hybride F_1 comme pour un hybride à l'équilibre.

La mise en évidence de la réduction au tiers de la fraction homogène des gamètes, dans le cas de croisements entre plantes indépendantes représente l'un des résultats importants de cette étude.

Enfin — autre résultat intéressant — il nous a été possible de montrer que la fraction homogène des gamètes ne pouvait qu'augmenter au cours des générations de multiplication. Nous pouvons remarquer par ailleurs que la probabilité de réalisations de combinaisons homogènes susceptibles d'être en moyenne supérieure à certaines combinaisons hétérogènes (comportant par exemple un certain nombre d'allèles défavorables) est faible ; dans ces conditions, cette augmentation au cours des générations de multiplication de la fraction homogène des gamètes, se traduira dans la plupart des cas par une chute de la vigueur.

Reçu pour publication en décembre 1966.

SUMMARY

STRUCTURE AND EVOLUTION OF ADVANCED GENERATIONS
OF AN AUTOTETRAPLOID HYBRID UNDER PANMIXIA

In autotetraploids, the distribution of the genome between the five possible forms *aaaa. aaab. aabb, abcc, abcd* allows the definition of the structure of an individual as well as of a population.

This theoretical study of an hybrid resulting from a crossing of parent plants of any structure whatsoever. and of its evolution, implies a number of simplifying hypotheses — absence of pseudo-equational division or « double reduction » : $\alpha = 0$ — independence of the parent plants — weak allelic frequencies in the original population, and random mating.

The structure of the F_1 hybrid and that of this hybrid at equilibrium (tables 1-3) can be defined by simple functions — P*n*, the homogeneous or monoallelic fraction of the gametes — distribution of the loci in 8 sub-sets from 1 to 8 alleles.

This study shows that P*n*, the homogeneous fraction of the gametes (formula 3) is divided by three, at the time of a crossing between independent plants, and that then, in all cases, it increases in the course of generations of multiplication (formula 7). The decrease in hybrid vigour can thus be foreseen. The mean value of the hybrids is the higher the less inbred are the parent plants (formulae 3 and 6), and is at the most equal, to the original panmictic population though some of these hybrids are better.

The determination of the relative mean value, of the hybrid populations between definite parent plants is only possible by balancing the different forms *aaaa. aaab, aabb, abcc, abcd*, either by experimental methods or by using simple genetic hypotheses about the nature of the heterosis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNINGER E., 1966. Communication personnelle.

BUSBICE T. H., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa*. L., *Euphytica*, **15**. 1, 52-67.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

GALLAIS A., 1966. (Communication personnelle).

GUY P., 1966. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des générations de multiplication. *11e Congr. Soc. ital. génét. agric.*

HANSON C. H., AA., 1964. Performance of two-clones crosses in Alfalfa and an unanticipated self-pollination problem. *U. S. D. A. Techn. Bull.* **1300** 46 p.

KEHR W. R., AA., 1961. The performance of alfalfa synthetics in the first and advanced generations. *Univ Nebraska, Coll. Agric., Agric. exper. Stn., Bull.* **200**, 42 p.

MATHER K., 1935. Reductional and equational separation of the chromosome in bivalents and multivalents. *J. Genet.*, **30**, 53-78.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (3), 291-301.

ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES DIPLOÏDES AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION

I. — En panmixie, influence du nombre de parents et du coefficient de consanguinité de départ (1) (2)

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication, est étudiée, en régime de panmixie avec absence de sélection, en fonction de deux paramètres : le nombre de constituants et leur coefficient de consanguinité. L'influence des autres paramètres d'évolution, en particulier degré de sélection des parents et déviations par rapport à la panmixie est envisagée. Le modèle utilisé permet de tenir compte des interactions alléliques (dominance, épistasie) et du linkage.

INTRODUCTION

Du point de vue de la génétique des populations, une variété synthétique est difficile à définir. C. Clavier (1964) propose comme définition « Une population dont les générations successives résultent du croisement naturel d'un certain nombre d'individus représentant des lignées ou des clones choisis tant pour leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques que pour leur aptitude à fournir des descendants ayant un rendement élevé lorsqu'ils se croisent entre eux. »

(1) Une étude plus générale, avec les déviations par rapport au régime de reproduction en panmixie, est prévue.

(2) Cette étude théorique entre dans le programme du groupe de travail des Plantes fourragères, Section Génétique quantitative.

En amélioration des plantes allogames, les variétés synthétiques sont un moyen d'utiliser l'hétérosis en absence de contrôle possible de la pollinisation. Mais, cette utilisation de l'hétérosis est plus ou moins complète selon les mécanismes favorisant l'hétérozygotie, selon le degré de sélection des parents retenus et leur nombre. Il importe donc de savoir quelles sont les lois d'évolution de ces variétés synthétiques et de prévoir leur vigueur à une génération de multiplication donnée.

Une étude générale devrait tenir compte des paramètres suivants :

— 1. Déviation par rapport à la panmixie : présence d'autofertilité ou d'autostérilité.

— 2. Degré de sélection des parents.

— 3. Niveau de consanguinité des individus de départ.

— 4. Origine des parents retenus.

— 5. Nombre de parents retenus.

Dans la nature, les populations allogames présentent de nombreux mécanismes tendant à favoriser les individus hétérozygotes : il y a très souvent sélection gamétique, et même sélection zygotique.

Le choix des parents est un problème qu'il est difficile de résoudre sans hypothèse simplificatrice. L'application des calculs de génétique quantitative (GALLAIS, 1967) suppose en effet *qu'il n'y a pas de sélection*, c'est-à-dire que les individus retenus sont pris au hasard, dans une même population, panmictique ou dérivant d'une population panmictique par reproduction consanguine, sans sélection.

Le problème de l'origine des parents est donc lié au problème précédent. Une étude générale devrait envisager le choix des parents dans une ou plusieurs populations. Ce point sera envisagé dans une deuxième étape avec *une étude de l'hétérosis* entre populations.

L'objet de cette étude est de définir certains paramètres de la vigueur et du sens d'évolution des variétés synthétiques au cours des générations de multiplication chez les diploïdes. Dans une première étape les hypothèses suivantes seront faites :

— les k parents retenus sont pris au hasard dans une même population panmictique ou consanguine, obtenue sans sélection.

— la panmixie est parfaite dès les premières générations de multiplication quel que soit le nombre de parents retenus ;

— les loci de la partie du génome sur laquelle porte cette étude seront considérés comme indépendants et sans épistasie. L'influence de cette hypothèse sur l'interprétation de la vigueur des populations consanguines a été discutée antérieurement (GALLAIS, 1967).

Pour cette étude, d'un point de vue théorique, une variété synthétique sera définie comme une population artificielle résultant de la reproduction au hasard d'un nombre limité de parents issus d'une même population, sans sélection. C'est une situation extrême du cas général où les parents seraient issus de plusieurs populations, avec sélection. Pour aborder ce cas complexe et concret de l'amélioration des plantes allogames, l'étude de ce cas particulier sera utile, d'autant plus que des lois générales peuvent être tirées, indépendamment de l'origine et de la sélection des parents.

I. — CALCUL DE LA MOYENNE DE LA PREMIÈRE GÉNÉRATION DE MULTIPLICATION

L'ensemble des k parents P_1, P_2,... P_k, tirés au hasard dans la population constitue la génération de départ. Sa moyenne attendue $\mu(G_0)$ est donc la moyenne de la population consanguine et telle que (KEMPTHORNE, 1957 ; GALLAIS, 1967) :

$$\mu_{(G_0)} = \mu_{(I_n)} = \mu + F_0 D_0$$

— F_0 représente le coefficient de consanguinité de la G_0 ;

— μ est la moyenne de la population panmictique théorique dont seraient issus les parents sans sélection.

— D_0 a été défini (GALLAIS, 1967) comme la moyenne centrée des lignées homozygotes ; c'est encore *la dépression maximale* due à la consanguinité.

Le passage à la première génération de multiplication (G_1) se fait par la reproduction au hasard des k parents, comme le montre la table diallèle suivante :

TABLEAU I

Table de combinaison diallèle des k *parents.*

	P_1	P_2		P_r	P_s	P_k	
P_1	π_{11}	π_{12}		π_{1r}	π_{1s}		π_{1k}
P_2	π_{21}	π_{22}		π_{2r}	π_{2s}		π_{2k}
P_r	π_{r1}	π_{r2}		π_{rr}	π_{rs}		π_{rk}
P_s	π_{s1}	π_{s2}		π_{rs}	π_{ss}		π_{sk}
P_k	π_{k1}	π_{k2}		π_{kr}	π_{ks}		π_{kk}

Ce tableau diallèle permet de décomposer la population G_1 en deux sous-populations :

— l'une, ensemble de k éléments (π_{rr}) résultant chacun de l'autofécondation au hasard de l'un des parents ;

— l'autre, ensemble des k (k — 1) éléments (π_{rs}) résultant du croisement au hasard de deux parents non identiques.

Par suite des hypothèses faites, toutes les populations (π_{rs}) ont même valeur génotypique attendue, c'est-à-dire μ, moyenne de la population panmictique, puisqu'elles résultent de l'union au hasard de gamètes de parents tirés au hasard dans une population consanguine, issue d'une population panmictique, sans sélection.

En effet, dans la population de départ, considérons qu'il y ait panmixie, c'est-à-dire reproduction au hasard d'un grand nombre d'individus N. Il existe N^2 associations possibles de parents P_r et P_s ; parmi ces associations $\left(1 - \frac{1}{N}\right)$ correspondent à de véritables croisements et 1/N à des « autofécondations » par le hasard. Soit alors μ_{rs} la moyenne de la descendance du croisement de $P_r \times P_s$ et μ_{rr} la moyenne de la descendance des « autofécondations » $P_r \times P_r$; la valeur moyenne de la population sera alors :

$$\mu = \left(1 - \frac{1}{N}\right) \mu_{(rs)} + \frac{1}{N} \mu_{(rr)}$$

Quand N est grand (population théorique illimitée)

$$\mu \to \mu_{rs}$$

c'est pourquoi il est possible d'écrire

$$E\,(\pi_{rs}) = \mu$$

Les k populations (π_{rr}) forment en fait une population consanguine avec un coefficient de consanguinité $F = \frac{1 + F_0}{2}$, donc telles que d'après ce qui précède :

$$E\,(\pi_{rr}) = \mu + \frac{1 + F_0}{2} D_0$$

La moyenne de la (G_1) est donc :

$$E(G_1) = \frac{k - 1}{k} E(\pi_{rs}) + \frac{1}{k} E(\pi_{rr})$$

$$E(G_1) = E(\pi_{rs}) + 1/k\,[E(\pi_{rr}) - E(\pi_{rs})]$$

soit :

$$E(G_1) = \mu + \frac{1 + F_0}{2k} D_0$$

Si k *tend vers l'infini* $\mu_{(G_1)}$ tend vers μ ce qui est évident, puisqu'il y a panmixie parfaite.

II. PASSAGE AUX GÉNÉRATIONS SUIVANTES

La panmixie est supposée parfaite, l'équilibre est donc réalisé dès la première génération de multiplication. La probabilité d'identité de deux allèles est fixée, puisqu'il s'agit d'une probabilité d'identité par le hasard.

Donc :

$$\boxed{E(G_n) = \mu + \frac{1 + F_0}{2k} D_0}$$

$\frac{1 + F_0}{2}$ représente le coefficient de parenté d'un individu avec lui-même à la génération de départ G_0. Du fait du tirage au hasard de k parents et de leur reproduction panmictique, ce coefficient devient à la génération suivante (G_1), le coefficient de consanguinité de la fraction $1/k$ autofécondée. La probabilité d'identité de 2 allèles à une génération quelconque est donc : $\frac{1 + F_0}{2k}$.

III. — INFLUENCE DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES

Dans l'expression de la valeur attendue de la synthétique à l'équilibre :

$$E(G_e) = \mu + \frac{1 + F_0}{2k} D_0$$

quatre paramètres déterminent le niveau d'équilibre :

μ moyenne de la population panmictique,
D_0 moyenne centrée des lignées homozygotes
F_0 coefficient de consanguinité au départ,
k le nombre de parents retenus.

Avec les hypothèses faites, μ est une donnée, de même que D_0. D_0 est en général négatif. D_0 positif correspondrait à un hétérosis négatif et $D_0 = 0$ à l'additivité stricte.

Le sélectionneur ne peut donc agir que sur F_0 et k.

a) *Influence de* k *et de* F_0 *sur le niveau d'équilibre*

Avec D_0 et F_0 constants, l'étude de l'influence de k sur le coefficient de consanguinité F_e permet de préciser son effet sur la vigueur de la synthétique à l'équilibre.

$(1 - F_e)$ à un facteur de proportionnalité près, D_0, représente la vigueur de la synthétique exprimée par rapport à la moyenne des lignées homozygotes $(\mu + D_0)$:

$$(\mu + D_0) - \mu\,(Ge) = D_0\,(1 - Fe)$$

avec :

$$Fe = \frac{1 + F_0}{2k}$$

La figure 1 représente l'évolution de $(1 - F_e)$ en fonction de k. Dans 3 situations :

$F_0 = 0$
$F_0 = 0{,}75$
$F_0 = 1$

Avec $k = 1$, la première génération étant l'équivalent d'une autofécondation, il y aura une diminution de vigueur, sauf pour $F = 1$.

Lorsque k augmente, la synthétique se rapproche évidemment de la population panmictique.

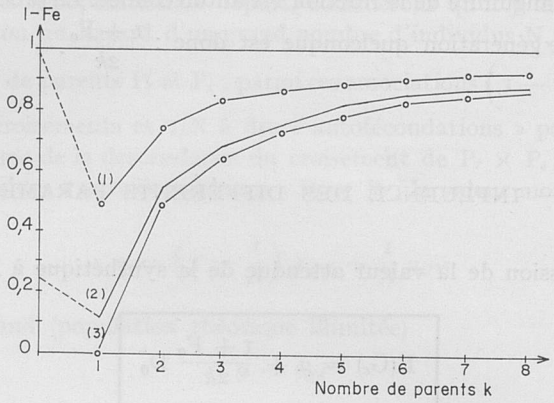


FIG. 1. — *Influence du nombre de parents sur le niveau d'équilibre*

(1) $F_0 = 0$ entraine $1 - F_e = 1 - \frac{1}{2k}$
(2) $F_0 = 0{,}75$ $1 - F_e = 1 - (1 + 0{,}75)/2k$
(3) $F_0 = 1$ $1 - F_e = 1 - 1/k$

Pour un nombre de parents k donné, le niveau de la synthétique à l'équilibre est directement proportionnel à F_0. *Un fort coefficient d'inbreeding au départ est défavorable* à la vigueur moyenne et cette influence de F_0 est d'autant plus marquée que k est faible.

Ce résultat montre qu'en moyenne s'il y a panmixie, le sélectionneur *ne doit pas utiliser des lignées trop consanguines* pour la création *de variétés synthétiques* surtout si les interactions alléliques sont fortes, car l'augmentation du nombre de parents n'arrive jamais à compenser la dépression due à la consanguinité de départ ; l'avantage reste toujours, à nombre de parents égal, aux synthétiques faites avec des individus ou lignées peu consanguines.

Par exemple, avec $k = 8$, $1 - F_e = 0{,}937\,5$ pour $F_0 = 0$
et $1 - F_e = 0{,}875\,0$ pour $F_0 = 1$.

soit une différence entre les deux situations pour $(1 - Fe)$ de 0,062 5.

Cette différence dans la vigueur, de l'ordre de 6 p. 100, peut encore être significative pour le sélectionneur. Il faut donc un nombre relativement élevé de parents *à performance comparable* pour compenser la perte en vigueur due à leur niveau d'inbreeding, et d'autant plus que celui-ci est plus élevé.

b) *Influence de* k *et de* F_0 *sur le sens d'évolution*

Le sens d'évolution des variétés synthétiques est important à définir dans la mesure où le sélectionneur cherche à faire des tests précoces de la vigueur. Ces tests n'auront une valeur de prédiction que si l'influence de k et F_0 est parfaitement connue.

Selon le niveau de la population de départ par rapport au niveau d'équilibre de la synthétique, il y aura augmentation ou diminution de vigueur :

$E(G_0) < E(G_e)$ Il y aura *augmentation* de vigueur
$(EG_0) > E(G_e)$ Il y aura *diminution* de vigueur.

Le seuil critique qui détermine le sens d'évolution est donc :

$$E(G_0) = E(G_e).$$

C'est-à-dire :

$$\mu + F_0 D_0 = \mu + \frac{1 + F_0}{2k} D_0$$

$$\boxed{F_0 = \frac{1 + F_0}{2k}}$$

Il est donc possible de calculer une valeur critique de k (*soit* k_c) à F_0 constant et une valeur critique de F_0 (*soit* F_{0c}) à k constant.

$k_c = \dfrac{1 + F_0}{2\,F_0}$ — $k > k_c$ conduit à une *augmentation* de vigueur. $k < k_c$ conduit à une *diminution* de vigueur.

$F_{0c} = \dfrac{1}{2k - 1}$ — $F_0 < F_{0c}$ la vigueur *diminuera* $F_0 > F_{0c}$ la vigueur *augmentera*

D'où le tableau des valeurs seuil :

TABLEAU 2

Valeurs critiques de k *et de Fo*

F_o	k_c	k	F_{oc}
0	∞	1	1
0,1	6		
0,2	3	2	0,33
0,3	3		
0,4	2	3	0,20
0,5	2	4	0,14
0,6	2	.	.
0,7	2	.	.
0,8	2	.	.
0,9	2	.	.
1	1	8	0,07

En conclusion :

Si la population de départ est très consanguine ($F_0 > 0{,}30$), *la vigueur augmentera en moyenne* avec $k > 2$ et d'autant plus que k est élevé (courbe A, fig. 2).

Si la population de départ est peu consanguine avec $F \leqslant 0{,}20$, et $k \leqslant 3$, *la vigueur diminuera en moyenne* du fait de la consanguinité introduite par le nombre limité de parents (courbe B). Plus F_0 est faible, plus il faut augmenter le nombre de parents pour ne pas perdre en vigueur.

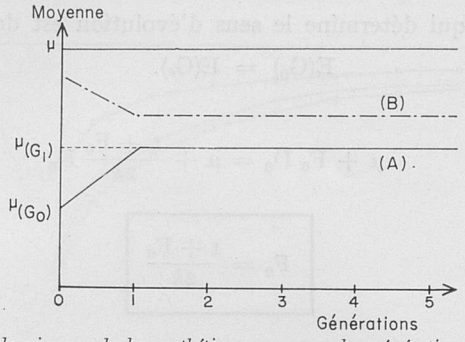


FIG. 2. — *Évolution de la vigueur de la synthétique au cours des générations de multiplication, en régime de panmixie, en l'absence de linkage et d'épistasie.*

IV. — DISCUSSION DES HYPOTHÈSES

Avec les hypothèses faites, panmixie parfaite et absence de sélection, *la vigueur moyenne* de la synthétique à une génération donnée correspond à la *valeur attendue* des résultats, moyenne des résultats obtenus en répétant indéfiniment l'expérience avec le même nombre de parents. De ce fait, la valeur attendue de la synthétique *est toujours inférieure* à la moyenne de la population de départ, et en est d'autant plus proche que le nombre de constituants est plus élevé.

L'expression des résultats *par rapport à la population panmictique* n'est pas un facteur limitant l'intérêt de ces calculs, même dans les cas où il y a sélection. La sélection artificielle à l'échelle d'un nombre limité de générations ne peut en effet porter que sur des caractéristiques *très héritables*, par exemple précocité, résistance aux maladies, qu'elle tend à fixer.

Dans une telle hypothèse, μ représenterait alors la *moyenne théorique de la population améliorée* et l'échantillonnage n'aurait de conséquences que sur la partie du génome non affectée, ou très indirectement, par la sélection, et où se manifeste en particulier l'hétérosis. *L'influence du nombre de parents et du coefficient de consanguinité* de départ concerne cette partie du génome.

Cette étude tient compte de l'*hétérozygotie des parents* et des effets de dominance. Il serait possible d'y inclure les effets d'épistasie. L'étude de WRIGHT (1921) n'était valable que pour une synthétique faite avec des lignées homozygotes et avec additivité des effets géniques :

$$\hat{\overline{F}}_2 = \overline{F_1} - \frac{\overline{F_1} - \overline{P}}{k}$$

où $\hat{\overline{F}}_2$ est la valeur attendue de la synthétique

$\overline{F}_1$ la moyenne de tous les hybrides simples possibles avec les k parents

$\overline{P}$ la moyenne des k parents supposés homozygotes.

L'expression de WRIGHT est donc un cas particulier de l'expression :

$$E(G_1) = E(\pi_{rs}) - 1/k\,[E(\pi_{rs}) - E(\pi_{rr})]$$

avec : $\overline{F}_1 = E(\pi_{rs})$

et : $\overline{P} = E(\pi_{rr})$

KINMAN et SPRAGUE (1945) *pour tenir compte de la sélection des parents* ont proposé une amélioration de l'expression de WRIGHT. Elle consiste à classer les parents, clones ou lignées, selon leur valeur réelle ou potentielle, jugée par l'aptitude générale à la combinaison, en ordre décroissant. La moyenne des hybrides simples devient donc inversement proportionnelle au nombre de parents, la probabilité de trouver de bons parents diminuant avec leur nombre.

La forme de cette loi n'est pas possible à définir d'une façon générale. Elle dépend des relations entre allèles. KINMAN et SPRAGUE supposent comme WRIGHT qu'il y a additivité des effets géniques. Il en résulte que $\overline{F}_1 = f(1/k)$, d'où un *nombre optimum* k *pour la performance de la 1re génération*, qui est un compromis entre la *consanguinité* à éviter avec k faible, et la perte de vigueur due à l'augmentation de k. Mais jusqu'à un nombre de 4 ou 8 parents la vigueur à la première génération de multiplication était une fonction croissante de ce nombre.

Le paramètre *degré de sélection des parents*, dans notre étude a été considéré comme *nul*, ou *aléatoire*. Mais, en limitant les résultats à une partie du génome, supposée commune à tous les individus, où se manifeste la variation continue et l'effet dépressif de la consanguinité, il suffit de le considérer comme *constant* pour l'ensemble des parents, afin de permettre l'étude de deux paramètres : le nombre de parents, et leur coefficient de consanguinité.

Cette localisation de l'étude permet de supprimer l'hypothèse « les parents sont issus d'une même population », bien qu'actuellement, pour les plantes fourragères, de nombreuses variétés synthétiques sont des *synthétiques intra-populations*. Le problème de l'origine des parents rejoint celui de l'effet de la sélection.

La différenciation écotypique semble porter sur des caractéristiques très héritables, contrôlées génétiquement par les mêmes zones dans le génome, et peu affectées par la consanguinité. Pour la partie du génome envisagée précédemment, où se manifeste l'hétérosis, les conclusions, sur l'influence du nombre de parents et de leur coefficient de consanguinité sont encore valables.

Avec une reproduction au hasard des parents, quelle que soit leur nature (origine), un nombre réduit de constituants entraînera une certaine consanguinité. Si ces individus sont très consanguins, la probabilité de maintien de zones homogènes dans les générations de multiplication ultérieures sera augmentée. Mais les résultats sur l'influence du nombre de parents pourront être masqués s'ils ont une aptitude générale à la combinaison très différente, comme dans l'étude de KINMAN et SPRAGUE.

Les déviations par rapport à la panmixie peuvent-elles introduire des biais importants ? Un excès d'autofécondation, en augmentant la consanguinité, en l'absence de sélection zygotique, ne fera que renforcer les conclusions relatives à l'influence du nombre de parents et du coefficient de consanguinité, bien que l'équilibre ne sera plus atteint dès la première génération de multiplication, mais de façon asymptotique (non publié, GALLAIS). L'autostérilité tendra à tamponner l'influence de ces deux paramètres.

En régime de panmixie parfaite, et avec un ensemble de loci indépendants (absence de linkage), l'équilibre est atteint dès la première génération de multiplication. L'épistasie, sans linkage ne modifie pas ces conclusions : elle modifiera seulement le niveau d'équilibre. Le linkage sans épistasie n'a aucune influence (GALLAIS, 1967). *Avec l'intervention de loci à la fois liés par leur position et leur action, l'équilibre ne sera atteint que de façon asymptotique.* Mais pour une génération de multiplication donnée, l'influence relative du nombre de parents et de leur niveau de consanguinité reste la même et n'est pas masquée par les effets de linkage et d'épistasie.

Les hypothèses de cette étude, n'étaient faites que pour étudier de façon précise l'*influence relative du nombre de parents et de leur niveau* de consanguinité sur le sens d'évolution et le niveau d'équilibre de la variété synthétique, les autres paramètres étant considérés selon leur nature, *nuls, constants* ou *aléatoires*. Les paramètres, comme l'épistasie, le linkage, les déviations par rapport à la panmixie ne masquent pas les conclusions de l'influence du nombre de parents et de leur niveau de consanguinité. Mais certains facteurs comme le degré de sélection des parents peuvent masquer totalement l'effet des deux paramètres étudiés, dans la mesure où ils agissent en sens inverse.

C'est l'*intégration des effets de toutes ces sources de variation* qui permettra d'interpréter des résultats expérimentaux sur l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication, et de tirer certaines « règles » de construction du *polycross* de départ en fonction des caractéristiques des parents retenus.

Il apparaît préférable de partir d'un matériel amélioré pour son aptitude générale à la combinaison en limitant la consanguinité et en travaillant avec un nombre assez élevé de parents. La difficulté est sans doute dans la création d'un matériel amélioré, évitant la consanguinité, d'autant plus que la sélection sous consanguinité entraîne une fixation plus rapide par le jeu du linkage. Une méthode de sélection récurrente serait sans doute la plus efficace pour obtenir ce matériel.

Reçu pour publication en janvier 1967.

SUMMARY

THEORETICAL PERFORMANCE OF DIPLOID SYNTHETIC VARIETIES IN SUCCEEDING GENERATIONS
I. WITH PANMIXIS, INFLUENCE OF THE NUMBER OF PARENTS
AND OF THE INITIAL COEFFICIENT OF INBREEDING

The theoretical vigor of synthetic varieties with diploids plants was studied in panmixis without selection. The parameters of evolution are :

— the mean of the theoretical panmictic population with the same genic pool as the initial population ;
— the inbreeding coefficient of the initial population ;
— the number of parents k ;
— the interactions between alleles (the loci being considered to be independent and without epistasis).

If the parents are very inbred, the vigour will increase on average from the initial to the equilibrium generation, and even higher with increased k. In the case of panmixis, equilibrium is attained from the first generation of multiplication.

If the initial population is only a little inbred and the number of parents is limited, the vigour will decrease on average from the fact of inbreeding introduced by the low number of parents.

The combined influence of the number of parents (k) and the initial coefficient of inbreeding (F_o, is greater the higher are the interactions between alleles (dominance).

In conclusion, hypothesis are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CLAVIER C., 1964. Le problème des variétés fourragères synthétiques. Leur création et leur conservation. *Fourrages*, **20**, 16-33.

GALLAIS A., 1967. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, n° 3.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to Genetic Statistics*, J. Wiley, 545 p.

KINMAN M. L., SPRAGUE G. F., 1945. Relation between number of parental lines and theoretical performance of synthetic varieties of corn. *J. amer. Soc. Agron.*, **37**, 341-351.

WRIGHT S., 1922. The effects of inbreeding and crossbreeding in guinea pigs. *U. S. Dept. Agric. Bul.*, **1121**.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 10-67.

Dépôt légal : 4e trimestre 1967. N° d'impression : 1011.

28 DEC. 1967

MINISTÈRE de l'AGRICULTURE
Station d'Arboriculture Fruitière d'Angers
I. N. R. A.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 17 1967 NUMÉRO 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (4), 307-326.

OBSERVATIONS SUR DES POPULATIONS DE FÉTUQUE ÉLEVÉE DU MASSIF CENTRAL

M. NIQUEUX et R. ARNAUD
Avec la collaboration technique de A. BION

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Une prospection a été réalisée dans le Massif central pour la recherche d'écotypes de Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB.). 119 populations ont été étudiées, en pieds isolés, en comparaison avec 3 variétés commerciales, pour leurs caractéristiques de croissance et de développement, leur résistance au froid et aux maladies ainsi que pour quelques caractères morphologiques. 13 d'entre elles ont été comparées aux témoins pour leur production de fourrage.

INTRODUCTION

La Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB.), longtemps considérée en Europe comme un fourrage de peu de valeur par suite du caractère « grossier » de son feuillage, tend maintenant à prendre une place de choix parmi les graminées fourragères cultivées. Les nombreux essais réalisés ces dernières années ont montré ses possibilités d'adaptation à des milieux variés, sa haute productivité, sa longue persistance en culture.

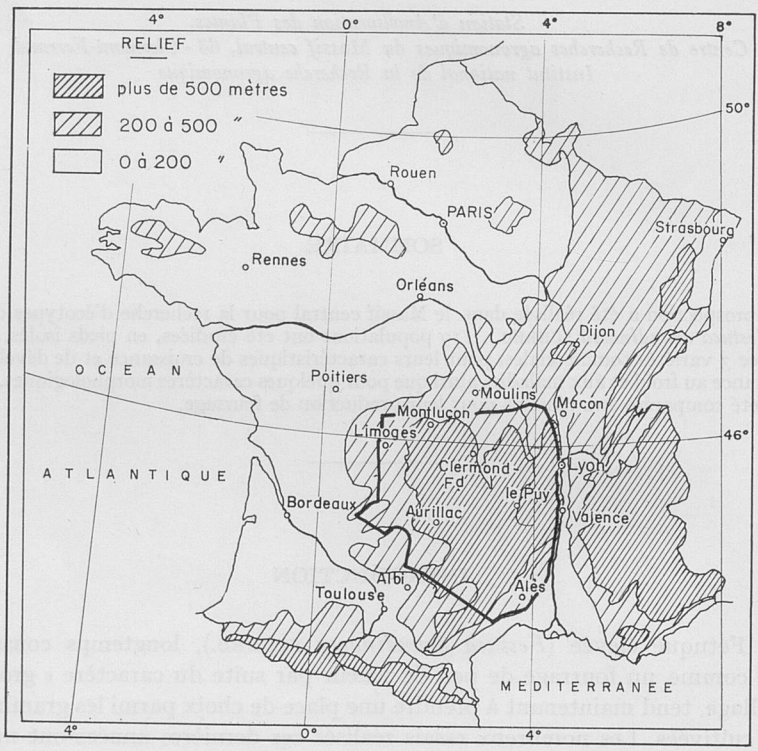
Avant d'entamer un travail de sélection sur cette plante, il était intéressant de faire, grâce à une prospection systématique, l'inventaire de ses possibilités. La Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand a rempli ce programme pour la région du Massif central. Sur les populations recueillies au cours de la prospection, l'étude a porté principalement sur les caractères les plus immédiatement utilisables en sélection : croissance et développement, résistance au froid et aux parasites, morphologie des plantes, productivité.

I. — MÉTHODES DE LA PROSPECTION MATÉRIEL COLLECTÉ

Zone prospectée (carte 1)

La région prospectée est délimitée approximativement par un cercle de près de 300 km de diamètre, passant à l'Est par la vallée du Rhône, de Givors à Viviers, puis, dans le sens des aiguilles d'une montre par les villes suivantes : Alès, Saint-Affrique, Villefranche de Rouergue, Le Bugue, Bellac, Montluçon, Digoin et Charolles.

Cette prospection a été réalisée du 15 juin au 13 juillet 1961, à une époque où il était possible de récolter, sur les différents écotypes, des graines à des stades de maturité variables, mais suffisamment mûres pour être viables.



CARTE 1. — *Zone prospectée (limitée par le trait gras)*

Méthode de prélèvement

La totalité de la zone a été parcourue de manière à prélever des échantillons à des emplacements distants d'environ 20 km en tous sens, dans la mesure où la Fétuque élevée existait dans le secteur. 119 échantillons d'une soixantaine de panicules chacun ont ainsi été recueillis.

L'échantillonnage a été réalisé selon le processus suivant :

*1*er *cas.* — Le secteur prospecté renfermait de la Fétuque élevée en abondance. Le prélèvement tendait alors à représenter les formes existantes dans ce secteur et groupait des panicules recueillies dans un rayon de 200 à 250 m.

2e *cas.* — La Fétuque élevée était peu abondante. Deux ou trois prélèvements faits à 1 ou 2 km de distance ont été groupés.

3e cas. — La Fétuque élevée était très rare. Les échantillons représentent alors des populations restreintes trouvées à des emplacements très localisés.

Habitat naturel

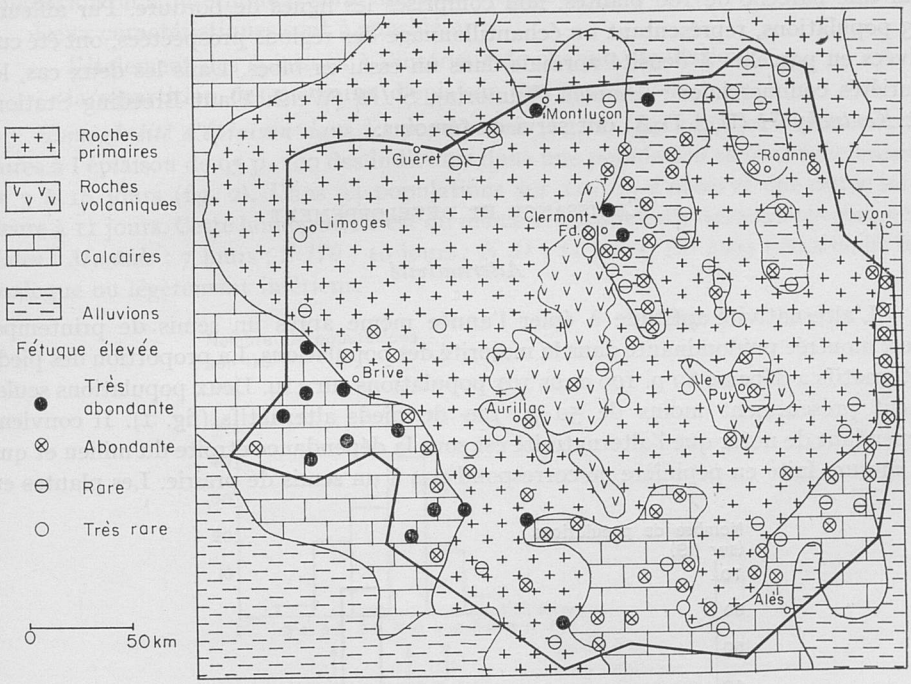
Climat et sol.

La Fétuque élevée a été rencontrée surtout à altitude moyenne ou faible. Dans l'intérieur du Massif central nous n'avons rencontré au-dessus de 600 m que des peuplements limités.

La Fétuque élevée s'est montrée abondante dans les terrains à réaction neutre ou alcaline formés sur sédiments calcaires ou sur alluvions. Elle est beaucoup plus rare dans les régions à terres acides provenant de roches granitiques ou métamorphiques ; dans ces zones, les rares peuplements se cantonnent sur les alluvions humides des fonds de vallées.

L'apparition de foyers d'implantation s'observe au bord des routes, des chemins, des voies ferrées, des ruisseaux, chaque fois qu'une place de terrain meuble est à coloniser : terrassements, décharges, dépôts de cailloux, champs abandonnés à la friche. Dans la zone étudiée, la Fétuque élevée se rencontre plus rarement à l'intérieur des prairies naturelles.

Enfin l'espèce demande une certaine luminosité : elle disparaît dans les vallées encaissées et sous le couvert des arbres.



CARTE 2. — *Localisation des prélèvements de Fétuque élevée*

Répartition géographique. — L'examen de la répartition des prélèvements (carte 2) confirme bien ces tendances :

— rareté de la Fétuque élevée dans la zone primaire du Massif, même dans sa partie Ouest à altitude modérée.

— abondance sur la frange sédimentaire (Sud et Sud-Ouest seuls prospectés) ainsi que dans les zones alluviales.

Plus précisément, les zones où la Fétuque élevée est naturellement abondante sont :

— Vallée de l'Allier : Limagne et ses coteaux, plaine du Lembron, Bassin de Brioude.

— Vallée de la Loire : Bassin de Roanne, Plaine du Forez.

— Débouché des rivières descendant du Massif central pour se jeter dans le Rhône, notamment le Gier, l'Eyrieux, le Bassin de l'Ardèche (Bas-Vivarais).
— Vallée de l'Hérault (zone de culture des pommiers).
— Vallée du Tarn, en aval de Florac.
— Vallées du Lot en aval de Mende et de l'Aveyron en aval de Rodez.
— Vallées de la Dordogne en aval de Beaulieu, de la Vézère en aval de Vigeois, de la Corrèze en aval de Tulle.

II. — ÉTUDE DES POPULATIONS

Les caractéristiques des 119 populations recueillies ont été étudiées à Clermont-Ferrand de 1962 à 1965. Des graines provenant de chaque population ont été semées individuellement en terrines, en serre, en janvier 1962. Les plantules furent repiquées en mars, sans sélection pour la taille ou la vigueur, pour former une pépinière de plantes isolées à un écartement de 50 × 50 cm. Chaque population était représentée par une parcelle de 100 plantes, non comprises les lignes de bordure. Par ailleurs, 13 populations, représentant un échantillonnage des régions prospectées, ont été cultivées en parcelles à densité normale dans un essai en blocs. Dans les deux cas, les variétés commerciales : *Manade* (Vilmorin), *S 170* (Welsh Plant Breeding Station) et *Kentucky 31* (U.S.D.A) ont servi de témoins.

Croissance et développement

Alternativité

L'alternativité aptitude à épier l'année même après un semis de printemps, s'est montrée prédominante dans la majorité des populations. La proportion des pieds alternatifs a dépassé 80 p. 100 dans 101 populations sur 119. Deux populations seulement présentaient moins de 50 p. 100 de pieds alternatifs (fig. 1). Il convient cependant de noter que l'alternativité est sous la dépendance étroite du milieu et que la mesure faite en pépinière ne correspond pas à un semis de prairie. Les plantes en

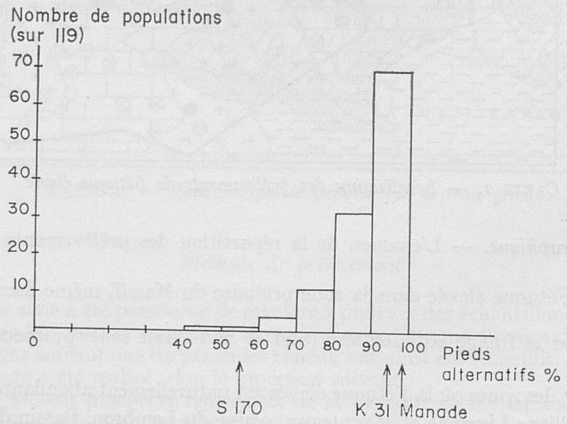


Fig. 1. — *Alternativité (1962)*

terrines sont sorties de serre une quinzaine de jours avant le repiquage en mars ; elles sont ainsi soumises à une action du froid favorable à l'induction florale. Les observations des variétés témoins dans diverses Stations de France montrent que, avec cette technique, le pourcentage de pieds alternatifs est toujours maximum à Clermont-Ferrand. Dans un semis en pleine terre, les populations « peu alternatives » (moins de 70 p. 100 de pieds alternatifs) n'épient pratiquement pas.

Il ne semble y avoir aucune répartition géographique préférentielle des populations pour l'alternativité. L'écotype le moins alternatif est une population très restreinte dont l'homogénéité peut simplement traduire une consanguinité marquée.

Épiaison

Les dates d'épiaison ont été relevées individuellement pour chaque pied en 1963 et 1964, les observations étant faites tous les 2 ou 3 jours. Une touffe est notée épiée lorsque les extrémités de deux panicules sont visibles hors des gaines. Pour chaque population on a déterminé la date médiane d'épiaison (50 p. 100 des individus épiés).

Deux caractéristiques sont à considérer :

— l'étalement des épiaisons à l'intérieur de chaque population,

— la répartition des médianes d'épiaison des populations.

Homogénéité d'épiaison dans les populations (fig. 2). En 1963 les durées nécessaires à l'épiaison de 95 p. 100 des individus dans une population se sont échelonnées de 3 à 18 jours (fig. 2). Dans 94 populations sur 119 on a observé une durée inférieure à 11 jours. Cette homogénéité est du même ordre que celle des variétés commerciales : *Manade* : 7 jours ; *S 170* : 10 jours : *K 31* : 11 jours, En 1964 l'étalement fut analogue ou légèrement inférieur.

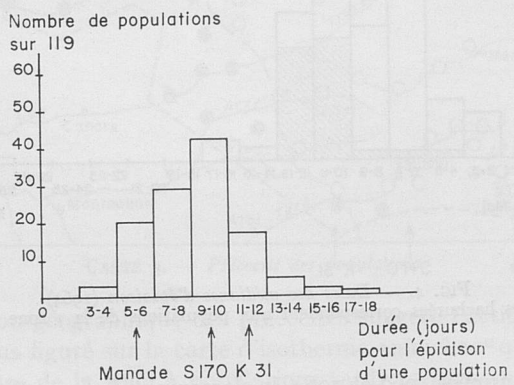


FIG. 2. — *Homogénéité d'épiaison* (1963)

Une telle concentration des épiaisons à l'intérieur d'une population justifie l'utilisation des médianes d'épiaison pour comparer les populations entre elles.

Répartition des médianes d'épiaison des populations. — Comme le montrent les histogrammes (fig. 3 et 4) la gamme des précocités est peu fournie du côté des types précoces. Aucune population n'atteint la précocité de la variété *Manade,* mais on trouve cependant des pieds isolés de cette précocité. Par contre la gamme est étendue

du côté des formes tardives : 30 populations sont plus tardives que *K 31*. Une population, originaire de la région d'Aurillac, se détache nettement avec une médiane d'épiaison située un mois après celle de *Manade*.

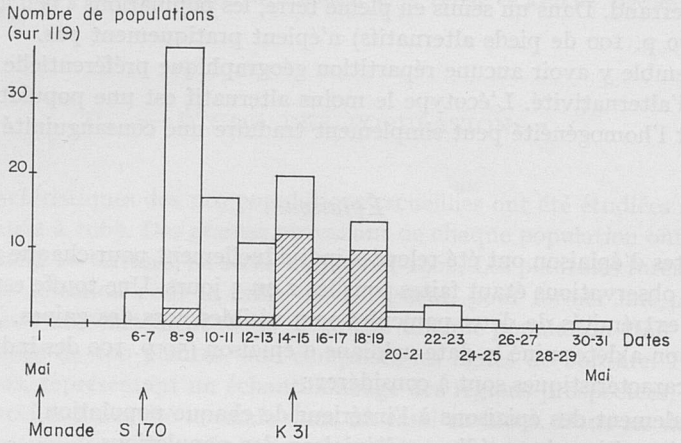


FIG. 3. — *Dates des médianes d'épiaison* (1963)
(les parties hachurées correspondent aux populations de la « zone externe »)

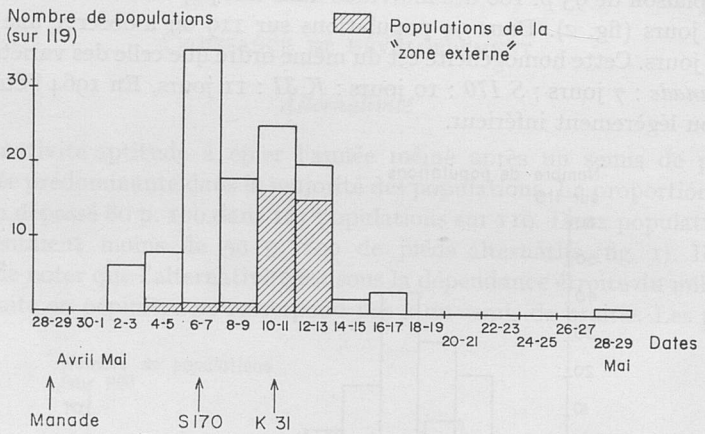
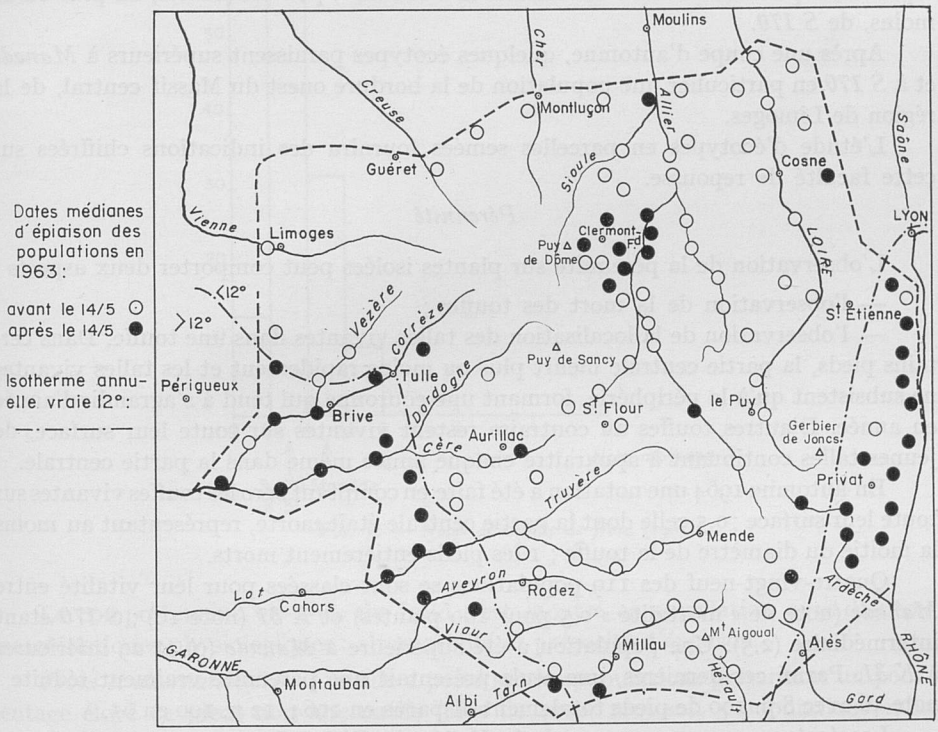


FIG. 4. — *Dates des médianes d'épiaison* (1964)
(les parties hachurées correspondent aux populations de la « zone externe »)

Entre les deux années 1963 et 1964, le classement des populations est très voisin, le coefficient de corrélation entre les dates médianes d'épiaison pour les deux années est $r = 0{,}85$. En 1964 les épiaisons ont été plus précoces dans leur ensemble mais également plus groupées : en faisant abstraction de la population la plus tardive, nettement détachée, l'écart entre les médianes d'épiaisons extrêmes a été de 20 jours en 1963, de 15 jours en 1964. Ceci semble dû à une température moyenne, pendant la période des épiaisons, plus élevée en 1964 qu'en 1963. On a en effet pour ces périodes de 20 et 15 jours les mêmes sommes de températures (230°C et 232°C). Par contre, la population très tardive ne tend pas en 1964 à se rapprocher des autres populations. Son

écart avec *Manade* reste de un mois comme en 1963 et l'écart en sommes de températures est supérieur. Il se pourrait qu'elle réponde aux facteurs climatiques suivant une loi différente de celle des autres populations.

L'examen de la carte (3) fait apparaître une répartition inégale des populations suivant leurs précocités. Dans la vallée du Rhône d'une part, sur toute la bordure S-O. du Massif d'autre part, dominent des populations à épiaison tardive. Sur le reste du Massif, on observe une majorité de types précoces. Ceux-ci sont les seuls présents dans certaines zones : sud du Massif, vallée de la Loire. Ailleurs, la répartition est moins nette et à côté des types précoces on rencontre les populations les plus tardives.



CARTE 3. — *Précocité des populations*

Cette répartition géographique des précocités suggère l'action d'un facteur climatique. Nous avons figuré sur la carte d'isotherme annuel 12° qui coïncide sensiblement avec les limites de la zone à populations tardives prédominantes (« zone externe ») ; d'autres caractéristiques plus précises (température minima, nombre de jours de gel...) présentent des tracés similaires. Nous verrons dans l'étude du comportement vis-à-vis du froid comment celui-ci a pu être un facteur de sélection des précocités.

Remontaison

La réémission de tiges fertiles après une coupe effectuée après floraison s'est montrée faible. Le nombre de pieds remontants n'a dépassé 10 p. 100 que dans 5 populations.

Chez les témoins, *K 31* fut la variété la plus remontante (16 p. 100). La remontaison a été nulle dans *S 170*, faible dans *Manade* (7 p. 100).

Repousse végétative

Des notations effectuées à plusieurs reprises ont montré la difficulté de l'appréciation visuelle, sur plantes isolées, de l'intensité de la repousse, après une coupe à floraison ou une coupe ultérieure. Ceci est dû à la structure des touffes, plus ou moins cespiteuses ou rhizomateuses, à talles plus ou moins serrées.

Après une coupe à la floraison, toutes les populations se sont montrées, pour la repousse, supérieures à *K 31* et inférieures à *Manade*, peu différentes, en plus ou en moins, de *S 170*.

Après une coupe d'automne, quelques écotypes paraissent supérieurs à *Manade* et à *S 170* en particulier une population de la bordure ouest du Massif central, de la région de Limoges.

L'étude d'écotypes en parcelles semées fournira des indications chiffrées sur cette faculté de repousse.

Pérennité

L'observation de la pérennité sur plantes isolées peut comporter deux aspects :

— l'observation de la mort des touffes ;

— l'observation de la localisation des talles vivantes dans une touffe. Dans certains pieds, la partie centrale meurt plus ou moins rapidement et les talles vivantes ne subsistent qu'à la périphérie, formant une couronne qui tend à s'agrandir d'année en année. D'autres touffes au contraire restent vivantes sur toute leur surface, de jeunes talles continuant à apparaître chaque année même dans la partie centrale.

En automne 1964 une notation a été faite en comptant zéro les touffes vivantes sur toute leur surface ; 0,5 celle dont la partie centrale était morte, représentant au moins la moitié du diamètre de la touffe ; 1 les pieds entièrement morts.

Quatre-vingt-neuf des 119 populations se sont classées pour leur vitalité entre *Manade* (note de « mortalité » 0,5 pour 100 plantes) et *K 31* (note 10) ; *S 170* étant intermédiaire (2,5). Une population a été supérieure à *Manade* (0) et 29 inférieures à *K 31*. Parmi ces dernières, une seule présentait une pérennité vraiment réduite : note 46 avec 8 p. 100 de pieds totalement disparus en 1964, 12 p. 100 en 65.

Les écotypes en provenance de la Vallée du Rhône forment, et eux seuls, un groupe dont la note moyenne (3,78) se distingue significativement de la moyenne générale (8,01). Ce fait peut être dû en partie au type plutôt rhizomateux de ces populations : les talles sont peu serrées entre elles et les parties internes tendent à être recolonisées par des pousses provenant de la périphérie.

Caractères de résistance

Comportement vis-à-vis du froid

L'hiver 1962-63 fut particulièrement rigoureux : — 22° sous abri à deux reprises (minimum au sol — 25°) avec très peu de neige qui, soufflée par le vent, ne recouvrait pas les touffes. Ceci a permis de noter des dégâts de froid sur talles par estimation,

lors de la repousse de printemps, de la proportion de talles gelées, ne repoussant pas. La notation a été faite de 0 (plante indemne) à 5 (toutes talles gelées).

Dans l'ensemble les dégâts ont été faibles : la note moyenne générale fut de 1,0, les notes moyennes de populations allant de 0,25 à 2,67. Aucune disparition de touffes ne peut être attribuée au froid. Des différences entre populations apparaissent cependant (fig. 5).

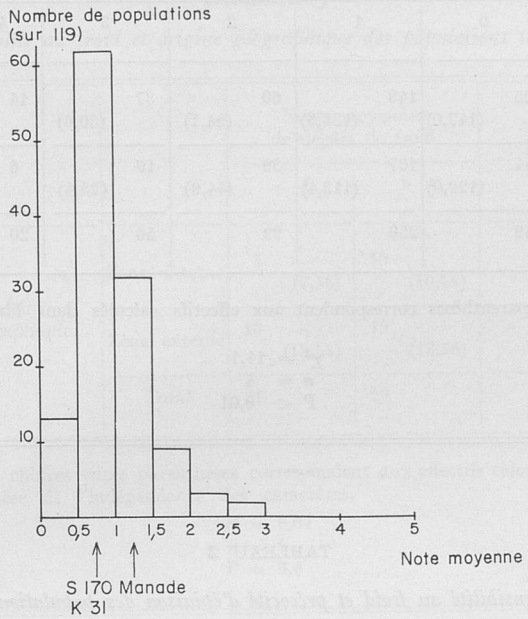


FIG. 5. — *Notes de dégâts de froid* (1965)

Le comportement vis-à-vis du froid s'est montré en corrélation avec d'autres caractéristiques physiologiques : alternativité et précocité d'épiaison.

Froid et alternativité. — L'étude a porté sur les populations présentant un pourcentage élevé de pieds non alternatifs (plus de 40 p. 100) soit 5 populations et la variété *S 170*.

Dans ces populations, les touffes ayant épié l'année du semis ont montré une sensibilité plus grande que celles n'ayant pas épié, comme l'indique le tableau 1. Les années ultérieures, il n'y a pas eu de dégâts de froid notables. Il n'a donc pas été possible de voir si cette différence de sensibilité était une caractéristique permanente ou seulement limitée à l'hiver suivant l'implantation. Elle serait alors due aux conditions physiologiques différentes dans lesquelles des plantes ayant ou non réalisé un cycle de reproduction, abordent cet hiver.

Froid et précocité. — Il semble exister une liaison entre résistance au froid et précocité d'épiaison, les types à épiaison tardive étant plus sensibles.

En considérant comme « sensibles » les populations dont la note moyenne de dégâts dépasse 1, on obtient le classement donné par le tableau 2 qui montre la différence de sensibilité entre ces populations suivant la précocité.

TABLEAU I

Sensibilité au froid et alternativité des individus dans les populations peu alternatives

	Notes individuelles de dégâts de froid					Total
	0	1	2	3	4 et 5	
Alternatifs	125 (147,0)	143 (136,5)	60 (54,1)	37 (30,6)	14 (10,9)	379
Non alternatifs	144 (122,0)	107 (113,4)	39 (44,9)	19 (25,4)	6 (9,1)	315
Total	269	250	99	56	20	694

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux effectifs calculés dans l'hypothèse de l'indépendance des caractères

$\chi^2 = 14{,}1$
$n = 4$
$P < 0{,}01$

TABLEAU 2

Sensibilité au froid et précocité d'épiaison des populations

		Notes moyennes de dégâts de froid		Total
		< 1	> 1	
Médianes d'épiaison en 1963	14/5	51 (41,7)	18 (27,3)	69
	14/5	21 (30,3)	29 (19,7)	50
Total		72	47	119

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux effectifs calculés dans l'hypothèse de l'indépendance des caractères.

$\chi^2 = 12{,}5$
$n = 1$
$P < 0{,}001$

Cette différence semble bien liée à la précocité elle-même et non à la répartition géographique inégale des précocités.

Le tableau 3 montre que le classement pour la résistance au froid des populations tardives ne diffère pas significativement entre le groupe provenant de la « zone externe » du Massif et celui des régions intérieures.

TABLEAU 3

Sensibilité au froid et origine géographique des populations tardives

		Notes moyennes de dégâts de froid		Total
		< 1	> 1	
Origine géographique	Zone interne	8 (7,56)	10 (10,44)	18
	Zone externe	13 (13,44)	19 (18,56)	32
	Total	21	29	50

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux effectifs calculés dans l'hypothèse de l'indépendance des caractères.

$\chi^2 = 0,07$
$n = 1$
$P = 0,8$

Dans les populations classées « sensibles » on a étudié, séparément pour les précoces et les tardives, la liaison entre notes individuelles de dégâts de froid et dates d'épiaison. On trouve des régressions linéaires faibles, mais significatives (fig. 6). L'augmentation de la note de dégâts de froid par jour de tardiveté fut de 0,043 pour

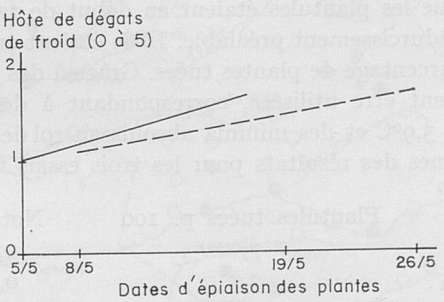


FIG. 6. — *Droites de régression de la sensibilité au froid des plantes en fonction de leurs dates d'épiaison*

(trait plein : individus des populations précoces : médiane d'épiaison avant le 14-5 en 1963
(trait tireté : individus des populations tardives :
médiane d'épiaison entre le 14-5 et le 21-5 en 1963)

les plantes des populations dont la médiane d'épiaison se situait avant le 14-5 en 1963 (1 590 observations), de 0,035 pour les plantes des populations tardives, à épiaison médiane entre le 14 et le 21-5 (2 369 observations). Les deux coefficients ne diffèrent pas significativement.

La répartition géographique des populations pour leur sensibilité au froid est évidemment fonction de la distribution des précocités. Ainsi les populations de la Vallée du Rhône, tardives, sont sensibles au froid (note de dégâts 11 fois supérieure à 1, sur 15 populations). C'est, par contre, dans cette zone qu'a été rencontré l'écotype le plus résistant (note moyenne 0,25) ; il s'agit d'une population précoce, très homogène, à caractéristiques de xérophyte : feuillage vert foncé, feuilles petites s'enroulant par temps de sécheresse, végétation peu exubérante.

Comment expliquer cette correspondance entre dates d'épiaison et comportement vis-à-vis du froid ainsi que la répartition géographique des différents types ?

On peut faire l'hypothèse suivante : dans les zones où le climat est le plus tempéré (zone externe SW et E) le décalage au départ de la végétation entre types précoces et tardifs est important. Des froids survenant au printemps toucheront plus les ébauches d'épis des formes précoces, d'où une élimination de ces types. Dans les régions à climat plus contrasté (zones de montagne, plaines intérieures à climat continental) les différences de végétation au départ se trouvent atténuées, la sélection jouera d'une manière moins radicale, amenant seulement une résistance croissante avec la précocité, sans élimination des types extrêmes.

Il est évident qu'une telle hypothèse ne pourrait être étendue à des zones climatiques très différentes (méditerranéennes, nordiques) où d'autres facteurs (sécheresse, photopériode) peuvent jouer un rôle prépondérant dans la sélection des précocités.

Par ailleurs, nous avons supposé un parallélisme entre la résistance hivernale des talles et leur comportement au froid en période de vie active au printemps. Ceci serait à vérifier. Nous avons pu cependant constater qu'un tel parallélisme existait entre la notation de dégâts de froid sur talles, au champ, et la sensibilité des plantules dans l'essai suivant. Deux des populations les plus résistantes, deux des plus sensibles ainsi que deux écotypes méditerranéens très sensibles ont été semées en terrines, en serre (température oscillant entre 8 et 22°) en janvier 1964 ; les terrines étaient sorties alors que les plantules étaient en début de tallage, pour une durée d'une semaine, sans endurcissement préalable. Elles étaient ensuite rentrées en serre et on établissait le pourcentage de plantes tuées. Grâce à des semis échelonnés, trois périodes de froid purent être utilisées, correspondant à des minima moyens de — 6,5°C, — 1,7°C, — 5,9°C et des minima absolus au sol de — 11,7°C, — 10,7°C, — 12,3°C. Les moyennes des résultats pour les trois essais furent les suivantes :

Population	Plantules tuées p. 100	Note au champ
N° 2	7,0	0,25 (1963)
N° 75	7,7	0,30 (1963)
N° 62	21,8	2,61 (1963)
N° 10	26,5	2,67 (1963)
Israël	62	5 (tous les ans)
Grombalia	70	5 (tous les ans)

Pour terminer, il convient de rappeler que les observations faites en 1963 correspondent à un hiver exceptionnellement froid. Dans la pratique, la résistance des plantes, établies au printemps, ne pose pas, pour l'ensemble des populations étudiées,

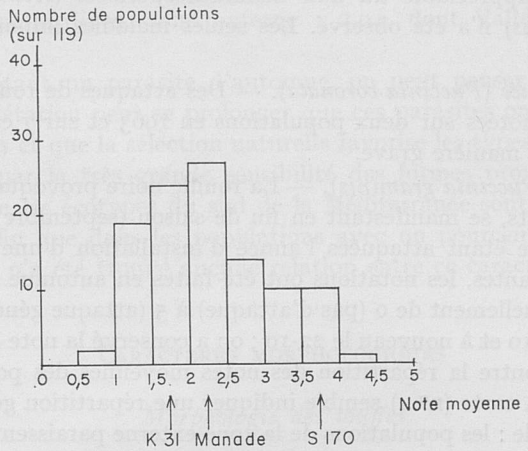
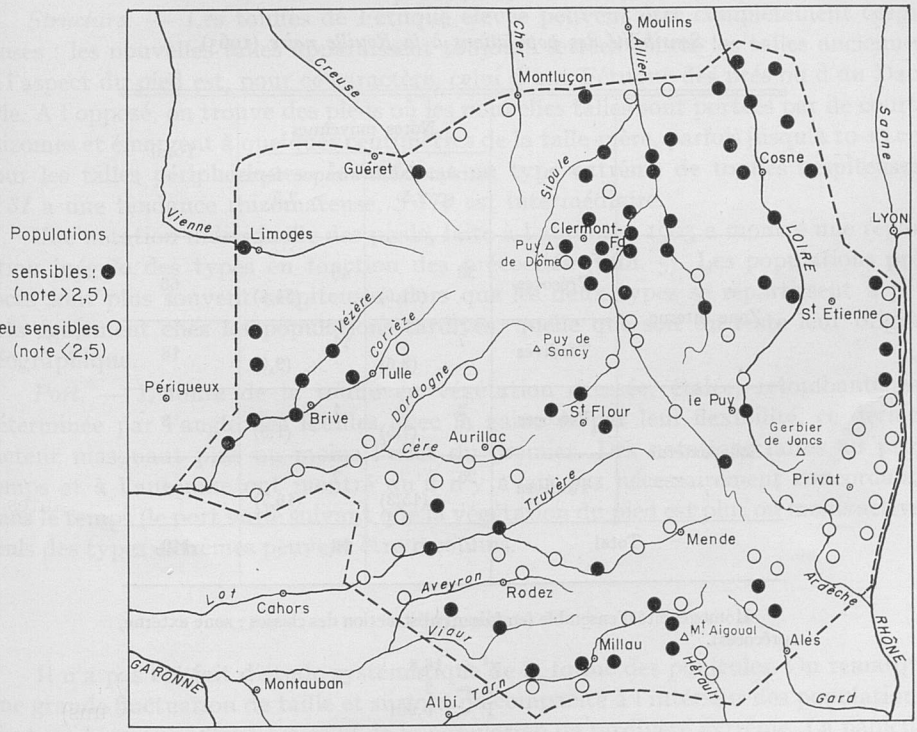


FIG. 7. — *Notes d'attaque de Rouille noire* (1962)



CARTE 4. — *Sensibilité des populations à la Rouille noire*

de problème majeur au point de vue sélection, au moins en ce qui concerne la persistance des plantes.

Comportement vis-à-vis des parasites

Aucun dégât appréciable dû aux helminthosporioses (*Helminthosporium dictyoides* et *H. siccans*) n'a été observé. Les seules maladies importantes furent des Rouilles.

Rouille couronnée (*Puccinia coronata*). — Des attaques de rouille couronnée, en fin d'été, ont été notées sur deux populations en 1963 et sur 7 en 1964. Une seule était atteinte d'une manière grave.

Rouille noire (*Puccinia graminis*). — La rouille noire provoque des dégâts beaucoup plus importants, se manifestant en fin de saison (septembre à novembre). Les plantes en pépinière étant attaquées l'année d'installation d'une façon plus nette que les années suivantes, les notations ont été faites en automne 1962. Les plantes sont notées individuellement de 0 (pas d'attaque) à 5 (attaque généralisée). La notation a été faite le 8-10 et à nouveau le 22-10 ; on a conservé la note la plus élevée.

La figure 7 montre la répartition des notes moyennes des populations.

L'examen de la carte (n° 4) semble indiquer une répartition géographique de la sensibilité à la rouille : les populations de la zone externe paraissent moins attaquées que celles de la zone interne (tabl. 4). Cette différence n'est pas liée à la répartition

TABLEAU 4

Sensibilité des populations à la Rouille noire (1963)

		Notes moyennes		Total
		attaque faible < 2,5	attaque forte > 2,5	
Zone interne	Précoces	23 (31,6)	43 (34,4)	66
	Tardives	7 (8,6)	11 (9,4)	18
Zone externe	Précoces	2 (1,5)	1 (1,5)	3
	Tardives	25 (15,3)	7 (16,7)	32
Total		57	62	119

Homogénéité d'ensemble (en faisant abstraction des classes : zone externe, précoces).

$\chi^2 = 16,8$
$n = 2$
$P < 0,001$

inégale des groupes de précocité mais bien à la localisation des populations. Les notes moyennes de rouilles sont les suivantes pour les différents groupes :

— ensemble des populations : 2,53 ;

— populations précoces, zone interne : 2,63 ;

— populations tardives, zone interne : 2,78 ;

— populations tardives, zone externe : 2,04, dont Vallée du Rhône :1,56, Sud-Ouest : 2,49.

Les rouilles étant un parasite d'automne, on peut penser que c'est dans les régions où la végétation peut se prolonger que ces parasites ont une action sur la vitalité des plantes et que la sélection naturelle favorise les types peu sensibles. Ceci semble confirmé par la très grande sensibilité des formes provenant du nord de l'Europe alors que les écotypes du sud de la Méditerranée sont presque indemnes.

Signalons enfin que dans les populations avec un pourcentage élevé de pieds non alternatifs, il n'a été trouvé aucune relation entre ce caractère et la sensibilité à la rouille noire.

Caractères morphologiques

Morphologie des touffes

L'aspect dépend de deux caractéristiques : leur structure, c'est-à-dire la disposition des talles dans la touffe et leur port, forme d'ensemble donnée par la position et la courbure des feuilles.

Structure. — Les touffes de Fétuque élevée peuvent être complètement cespiteuses : les nouvelles talles apparaissent toujours serrées contre les talles anciennes et l'aspect du pied est, pour ce caractère, celui d'une Fétuque des prés ou d'un Dactyle. A l'opposé, on trouve des pieds où les nouvelles talles sont portées par de courts rhizomes et émergent à quelques centimètres de la talle-mère, parfois jusqu'à 10-15 cm pour les talles périphériques. *Manade* est un type extrême de touffes cespiteuses, *K 31* a une tendance rhizomateuse, *S 170* est intermédiaire.

Une notation individuelle des pieds, faite à l'automne 1963 a montré une répartition inégale des types en fonction des précocités (tabl. 5). Les populations précoces sont plus souvent cespiteuses alors que les deux types se répartissent à peu près également chez les populations tardives, quelle que soit du reste leur origine géographique.

Port. — L'allure de la touffe en végétation dressée, étalée, retombante est déterminée par l'angle des feuilles avec la gaine et par leur flexibilité, ce dernier facteur masquant plus ou moins l'effet du premier. Des notations faites au printemps et à l'automne ont montré qu'il n'y avait pas nécessairement concordance dans le temps (le port varie suivant que la végétation du pied est plus ou moins active) seuls des types extrêmes peuvent être reconnus.

Panicules

Il n'a pas été fait d'étude systématique de la forme des panicules. On remarque une grande fluctuation de taille et surtout de compacité à l'intérieur des populations. Un type bien caractérisé est celui de la population de tardiveté extrême. La panicule

TABLEAU 5

Structure des touffes des populations

		Type dominant des touffes		Total
		Cespiteux	Rhizomateux	
Zone interne	Précoces	51 (43,8)	15 (22,2)	66
	Tardifs	11 (11,9)	7 (6,1)	18
Zone externe	Précoces	1 (2,1)	2 (0,9)	3
	Tardifs	16 (21,2)	16 (10,8)	32
Total		79	40	119

Test d'homogénéité d'ensemble, en faisant abstraction des classes : zone externe, précoces

$\chi^2 = 7,9$
$n = 2$
$n = 2$
$P = 0,02$

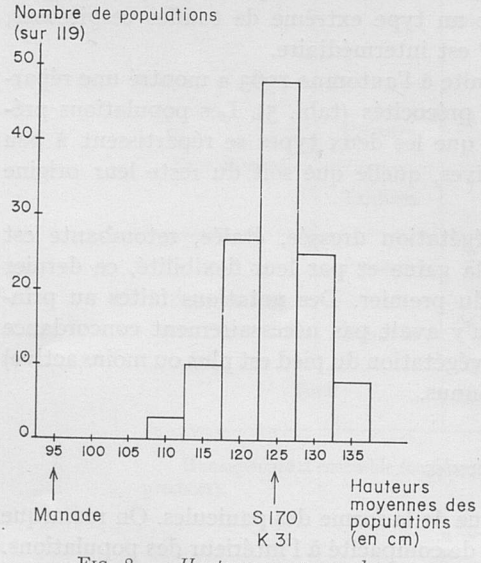


FIG. 8. — *Hauteurs moyennes des populations* (1963)

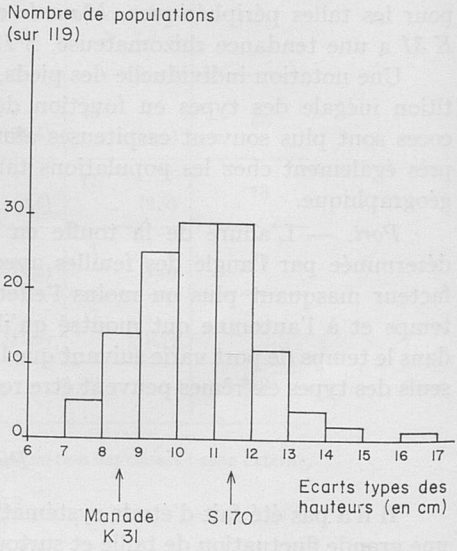


FIG. 9. — *Variabilité de la hauteur dans les populations*

est de très grande taille et très lâche. La longueur dépasse 35 cm, contre 20 à 30 dans les autres populations, la partie non ramifiée des branhces inférieures atteint 12 cm.

Ce type morphologique a été retrouvé dans d'autres régions (Alpes) : il semble constant dans les populations à épiaison très tardive que l'on rencontre dans les bas-fonds humides.

Hauteur des plantes. — La hauteur totale des plantes, après la floraison, a été mesurée en 1963. Le graphique 8 montre que les hauteurs moyennes des populations se répartissent autour des hauteurs de *S 170* et *K 31*, aucune n'atteignant la faible taille de *Manade*.

L'étude de la variance des hauteurs à l'intérieur d'une population fournit une mesure de son homogénéité pour ce caractère morphologique d'observation facile. Les écarts-types des populations vont de 7,5 à 16 cm. Dans une parcelle voisine et avec des conditions de culture analogue, des clones ont montré un écart-type égal en moyenne à 4 cm. Sur 119 populations, 92 ont une homogénéité égale ou supérieure à celle de *S 170*, 10 une homogénéité supérieure à celle de *Manade* ou de *K 31* (fig. 9).

Productivité

Production de fourrage

Une idée de la productivité en culture de ces populations naturelles a été donnée par les résultats de l'essai de 13 écotypes choisis au hasard à raison d'un par petite région naturelle prospectée, en comparaison avec les trois variétés commerciales. L'essai (blocs, 4 répétitions, parcelles de 3 m² récoltables) a été exploité à un rythme « fauche », la première exploitation, chaque année, étant faite en début de floraison. Pour cela les populations ont été groupées par précocité. *Manade* a été exploitée seule, 8 populations ont été exploitées en même temps que *S 170*, 5 avec *K 31*. L'année d'installation (1962) l'essai a été exploité 2 fois, simultanément pour toutes les populations. Les années suivantes, on a fait 4 ou 5 coupes suivant la pluviométrie : 1963 (année humide) : 5 coupes, 1964 (année sèche) : 4 coupes, 1965 (année humide mais froide) : 4 coupes. Les coupes suivant la première étaient distantes d'au moins 6 semaines. La dernière coupe d'automne était simultanée pour toutes les populations.

Dans le tableau 6, on a séparé la 1re coupe de l'ensemble des coupes suivantes L'interprétation est faite par groupes de précocité. On remarque le peu de différences se manifestant sur le rendement total : pour les trois années d'exploitation complète, aucune différence significative n'apparaît. Sur les 4 années de l'essai, les populations de la précocité de *S 170* fournissent un rendement moyen égal à 98,7 p. 100 de celui de *S 170*, les tardives, 105,5 p. 100 de celui de *K 31*.

Par contre, si on décompose le rendement suivant les coupes, des différences mportantes apparaissent. La plupart des populations montrent une tendance à une pousse d'été et d'automne plus accentuée que celle des témoins ; la première coupe est par contre plus faible. Il semble y avoir compensation entre première coupe et exploitations suivantes : ainsi la population 23 qui a la première coupe la plus faible (91 p. 100 de *S 170*) a le rendement le plus élevé pour les coupes suivantes (114 p. 100 de *S 170*). La population 99 qui fait exception avec une première coupe élevée

(107 p. 100 de *S 170*) est avant-dernière de son groupe pour les coupes suivantes (96,6 p. 100 de *S 170*, non significatif). Le groupe de précocité de *K 31* permettrait des remarques analogues.

Enfin, il existe des interactions significatives entre populations et années. En particulier les populations tardives montrent, par rapport à *K 31*, une supériorité des coupes d'été et d'automne plus marquée en année sèche (1964) : les cinq populations donnent alors en moyenne 135 p. 100 de *K 31*.

TABLEAU 6

Essai de populations — Rendements en matière sèche, en tonnes/ha

Variété ou population	1962	1963 + 1964 + 1965			Total essai
	2e coupe	Premières coupes	Coupes suivantes	Total	
Manade	2,34	20,03	24,63	44,66	47,00
S 170	2,50	23,55	25,86	49,41	51,91 = 100
23	2,81	21,41	29,50	50,91	53,72 = 103,5
43	1,92	22,12	25,90	48,02	49,94 = 96,2
58	2,93	23,07	26,17	49,24	52,17 = 100,5
76	2,63	23,94	23,72	48,51	50,29 = 96,8
93	2,43	23,18	24,82	48,00	50,43 = 97,1
96	2,29	22,36	25,57	47,93	50,22 = 96,7
99	2,17	25,12	24,46	49,58	51,75 = 99,7
106	2,47	24,15	25,21	49,36	51,40 = 99,0
Signification	Non	H. S.	H. S.	Non	
P. p. d. s. pour P = 0,05		1,41	1,95		
K 31	1,90	25,96	20,78	46,74	48,64 = 100
11	3,38	24,14	24,70	48,84	52,22 = 107,3
39	2,88	23,66	26,65	50,31	53,19 = 109,3
47	2,30	24,34	25,53	49,87	52,17 = 107,2
53	2,13	25,21	21,79	47,00	49,13 = 101,1
68	2,29	23,39	24,21	47,60	49,89 = 102,6
Signification	H. S.	Non	H. S.	Non	
P. p. d. s. pour P = 0,05	0,63		2,58		

Résultats soulignés : ——— supérieur au témoin du groupe (P = 0,05),
..... inférieur au témoin du groupe (P = 0,05)

Production de graines

L'étude des possibilités grainières n'a pas été faite sur l'ensemble de la pépinière, mais sur certains pieds (2 à 5 par population) sur lesquels des autofécondations ont été également réalisées. Les pieds chétifs n'ayant pas été retenus, on a ainsi une représentation faussée par excès mais qui peut cependant donner une idée du rendement en graines.

Les pieds étudiés étaient traités ainsi : la moitié de la touffe était, à l'épiaison, enclose dans une cage de toile soutenue par une armature métallique, l'étanchéité au sol étant assurée par un bourrelet de terre. L'autre moitié de la touffe était laissée en pollinisation libre. Les deux parties étaient récoltées séparément, les panicules comptées, les graines pesées après nettoyage. En tenant compte du nombre de panicules on a pu ainsi avoir les rendements en pollinisation libre ou en autofécondation, par pied ou par 100 panicules.

En pollinisation libre, la moyenne de production par pied a été, pour les 328 pieds étudiés, de 36,1 g. Ceci représente, avec 4 pieds au mètre carré, un rendement théorique de 14,5 q/ha. Les deux pieds les plus productifs ont dépassé 85 g.

Il existe une augmentation significative de la productivité des touffes en fonction de leur tardiveté : le coefficient de régression est de 0,285 g par jour de tardiveté (fig.. 10).

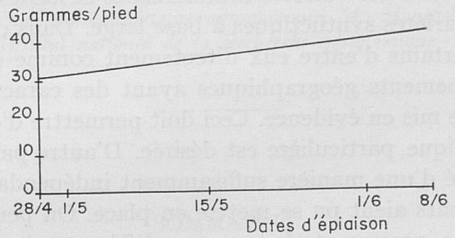


FIG. 10. — *Droite de régression de la production de graines par touffe en fonction de la date d'épiaison*

En autofécondation, le poids de graines obtenues a été, en moyenne, 15,63 p. 100 du poids obtenu en pollinisation libre sur un même nombre de panicules du pied. Ce taux varie de 1 p. 100 à un maximum de 66 p. 100 (fig. 11). Il n'a été trouvé aucune corrélation entre la production de graine d'un pied en pollinisation libre et le taux de réussite des autofécondations sur ce pied.

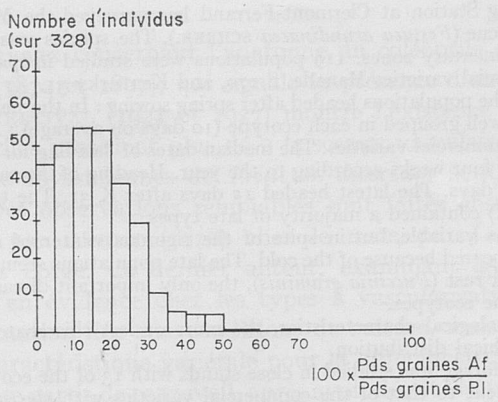


FIG. 11. — *Distribution des pourcentages de grainage en autofécondation par rapport à la pollinisation libre*
(rapport des poids de graines produites par un même nombre de panicules)

CONCLUSION

Cette étude des populations de Fétuque élevée du Massif central a mis en lumière certains points.

1. On notera l'ampleur, par rapport aux témoins commerciaux, de la gamme de possibilités que présentent ces types, tant au point de vue précocité que résistance aux maladies, au froid, rythmes de végétation. Cette richesse peut sans doute être attribuée à la position géographique particulière de la zone étudiée qui a dû recevoir des apports océaniques, continentaux, méditerranéens.

2. Beaucoup d'écotypes ont une homogénéité au moins égale à celle des témoins pour des caractères morphologiques importants (port, hauteur) et surtout physiologiques (précocité, résistance). Leur rendement est du même ordre — et parfois mieux réparti — que celui des variétés commerciales actuelles, qui sont elles-mêmes des écotypes ou des variétés synthétiques à base large. Dans ces conditions, on peut envisager d'utiliser certains d'entre eux directement comme « variétés » culturales.

3. Certains groupements géographiques ayant des caractéristiques d'ensemble communes ont pu être mis en évidence. Ceci doit permettre d'orienter les recherches lorsqu'une caractéristique particulière est désirée. D'autre part on peut penser que ces groupes ont évolué d'une manière suffisamment indépendante pour que des systèmes géniques différents aient pu se mettre en place. On peut alors espérer que le croisement d'individus provenant de groupes différents donnera naissance à des phénomènes d'hétérosis appréciables. L'exploitation de ceux-ci permettrait de créer des variétés dont les caractéristiques seraient au-dessus du niveau actuel, commun aux variétés commerciales et à la plupart des populations naturelles étudiées.

Reçu pour publication en août 1967.

SUMMARY

SOME OBSERVATIONS ON POPULATIONS OF TALL FESCUE IN THE MASSIF CENTRAL

The Plant Breeding Station at Clermont-Ferrand has surveyed the Massif central for collecting ecotypes of tall fescue (*Festuca arundinacea* SCHREB.). The species was especially abundant at low altitude in the sedimentary zones. 119 populations were studied in spaced plantings and compared with the commercial varieties Manade, S 170, and Kentucky 31.

All except two of the populations headed after spring sowing : In the next years, the individual dates of heading were well grouped in each ecotype (10 days on average) : homogeneity was of the same order as in the commercial varieties. The median dates of heading for all the ecotypes ranged gradually over three to four weeks according to the year. Heading of the earliest ecotypes preceded that of S 170 by some days. The latest headed 15 days after K 31. The temperate zones (on the periphery of the Massif) contained a majority of late types.

Cold resistance was variable, but in spite of the rigorous winter of 1962-63 (twice reaching — 22°C) no tufts disappeared because of the cold. The late populations seem most sensitive.

Resistance to black rust (*Puccinia graminis*), the only important disease, varied with the geographical location of the ecotypes.

Among the morphological characteristics, the more or less rhizomatous nature of the tufts also showed a geographical distribution.

The production of forage was studied in close stands with 13 of the ecotypes. The total annual production was equivalent to that of the commercial varieties with the same earliness. Seasonal distribution of production showed a notable variation among the ecotypes.

The qualities of certain ecotypes make it possible to use them directly as cultivars. Recombination is envisaged with a view to turn heterosis to account.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4), 327-338.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION DU COLÉOPTILE CHEZ *HORDEUM SATIVUM* JESSEN

J. CHÉRY

avec la collaboration technique de A. DUBUC

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Midi,
École nationale supérieure agronomique, 34 - Montpellier
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La vascularisation du coléoptile d'orge fait l'objet dans le présent travail d'une brève revue bibliographique et d'une contribution personnelle de l'auteur relative à l'utilisation de ce caractère pour la classification des cultivars et l'étude de certains facteurs de fluctuation du nombre moyen de faisceaux vasculaires.

INTRODUCTION

Les premiers travaux concernant l'anatomie du coléoptile des graminées sont dus à VAN TIEGEM (1872 et 1897), qui signale la présence d'une double vascularisation symétrique. PERCIVAL (1921 et 1927) montre l'existence de variétés de blé, dont certains coléoptiles possèdent plus de 2 faisceaux vasculaires (deux à six chez certaines formes indo-abyssiniennes de *Triticum dicoccum* SCHÜBL et de *Triticum diccocoïdes* KÖRN). Des observations semblables sont faites ensuite par MICZINSKI (1937) chez le blé, par AVERY (1928) chez le maïs, par JAKOWLEW (1937) et SAWICKI (1955) chez l'orge. Ce dernier auteur, examinant 250 variétés de différentes origines, met en évidence chez les types à vascularisation polymorphique, une importante fluctuation liée aux conditions de culture, mais conclut cependant à l'intérêt de cette caractéristique variétale pour la différenciation des cultivars.

Dans une première partie de ce travail, après avoir décrit brièvement les méthodes utilisées, nous avons cherché à établir, sur des bases statistiques, une classification des variétés françaises d'orges, actuellement cultivées en fonction de leur type de

vascularisation. L'étude d'une collection de variétés d'orges de printemps européennes, sélections de populations locales ou hybrides, nous a permis d'établir leurs filiations et de mettre en évidence la transmission héréditaire du caractère de vascularisation du coléoptile.

Dans une seconde partie, reprenant les expériences souvent contradictoires des auteurs cités ci-dessus, nous avons étudié quelques facteurs de fluctuation susceptibles d'intervenir sur la formule numérique de vascularisation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel végétal utilisé provient en premier lieu de diverses récoltes (1962 à 1966) de la collection d'orges de la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier (350 variétés environ). Les variétés absentes dans notre collection, nous ont été fournies en épis ou en mélanges de grains par les différentes Stations d'Amélioration des Plantes de l'I. N. R. A. et également par la SECOBA.

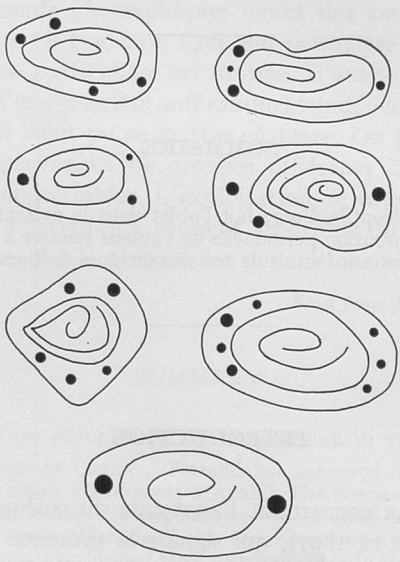


FIG. 1. — *Représentation schématique de différents types de vascularisation du coléoptile d'orge*

Les méthodes d'observation sont très simples. La germination des grains est réalisée sur un buvard humide, en boîtes de Petri, celle des épis sur de la vermiculite saturée d'eau. L'observation de la vascularisation est faite à faible grossissement à la loupe binoculaire (× 35) sur des coupes transversales minces disposées dans un milieu éclaircissant au lactophénol.

25 à 30 plantules par échantillon permettent d'obtenir un chiffre suffisamment significatif. Dans le cas des épis, l'examen de 10 coléoptiles sur 3 à 5 épis donne également un jugement convenable.

Dans la plupart de nos observations, nous avons exprimé la vascularisation en nombre moyen de faisceaux en tenant compte, autant que possible, de la variance de l'échantillonnage. Dans le cas des comparaisons entre variétés, nous avons souligné en outre le pourcentage des coléoptiles à faisceaux surnuméraires.

Dans la figure 1, sont représentées schématiquement quelques coupes transversales de coléoptiles.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

A. — Le facteur variétal

1. *Transmission héréditaire du caractère de vascularisation*

Percival (1927), étudiant le cas de *Black Persian* (variété de l'espèce *Triticum dicoccum* var. *persicum*), met en évidence que le polymorphisme dans la nervation n'est pas le fait de mélanges de lignées, mais est hérité comme un tout. Sawicki (déjà

TABLEAU I

Étude de la fluctuation du caractère de vascularisation chez les variétés du type II au cours de 2 générations successives (1966)

Nombre de faisceaux des plantules G	Nombre moyen de faisceaux à la génération G + 1 pour les différents types de plantules repiquées en G			
	2	3	4	moyenne des 3 types
Variétés				
1. Montpellier :				
I *Piroline* (témoin)	2,0			2,00
II *a* *Rika*	2,8	3,3	2,9	3,00
II *a* *Ab 1 139 (duplonigrum)*	2,7	2,2	2,7	2,53
II *a* *H 2 229 (duplonigrum)*	2,5	2,4	—	2,45
II *a* *KTR 28 (nudum)*	2,3	2,2	—	2,25
				S
II *b* Mutant *168* (1)	3,8	3,9	3,8	3,83
II *b* *Aurore*	3,3	3,4	3,6	3,43
Moyennes des 6 variétés	2,9	2,9	—	
		NS*		
2. La Minière :				
I *Piroline* (témoin)	2,0			2,00
II *a* *Mamie*	2,09	2,06	2,10	2,08
II *a* *Fida*	2,03	2,12	2,32	2,16
				S**
II *b* *Delta*	2,62	2,85	2,98	2,81
II *b* *Aurore*	2,64	2,93	3,02	2,86
Moyennes des 4 variétés	2,35	2,50	2,61	
		NS*		

* F : types de plantules < 1 pour P = 0,05.
** F : variétés = 3,68 pour F tables = 2,6.
F : interaction variétés × types de plantules = 1,72 pour F tables = 2,2.
(1) Mutant de *Rika* (I. N. A.).

cité) vérifiait, chez l'orge, cette constatation. Pour lui, le type I (présence de coléoptiles à 2 faisceaux seulement) est parfaitement stable et est hérité, tel quel, dans la descendance. Le polymorphisme vasculaire, caractérisant le type II, où dans une même lignée pure, sont mélangées, dans des proportions diverses, des plantules, les unes à vascularisation double, les autres à vascularisation multiple, est également transmis héréditairement, mais avec une large fluctuation, d'une génération à l'autre, dans les pourcentages des différents types de vascularisation.

A l'intérieur du type II, deux sous-groupes ont été définis par SAWICKI. Le sous-groupe II *a* concerne les variétés, où il y a prépondérance de coléoptiles à deux faisceaux, le sous-groupe *b* celles, où les coléoptiles à trois, quatre, cinq, etc. faisceaux sont en proportion importante.

Deux expériences destinées à vérifier les données précédentes sur du matériel végétal, dont l'homozygotie était certaine, ont été réalisées à Montpellier et à la Minière, au laboratoire d'Étude des Variétés de l'I. N. R. A. Les coléoptiles provenant de grains d'une même plante ou d'un même épi d'une variété donnée, sont examinés. Les plantules, après sectionnement, sont classées selon les divers types de vascularisation (2, 3, 4 faisceaux) et repiqués en terre. La récolte, correspondant à chaque plante ainsi repiquée fait l'objet, quelques mois après, d'un nouvel examen. Les résultats ainsi obtenus sont présentés dans un tableau à double entrée (tabl. 1).

Dans les deux séries d'expériences, on ne peut observer de différences significatives entre le nombre moyen de faisceaux des descendances des différents types de plantules, qu'elles fussent à 2, 3 ou 4 faisceaux. L'interaction « *variétés* × *nombre de faisceaux de plantules* » n'est pas, non plus, significative. Par contre, dans les deux cas, les variétés sont significativement différentes entre elles. La variété *Piroline* reste stable d'une génération à l'autre et ne montre que des coléoptiles à vascularisation binaire.

On notera qu'à côté du témoin de type I, deux groupes se différencient statistiquement sur l'ensemble des deux générations étudiées et correspondent aux sous-groupes II *a* et II *b* de SAWICKI.

2. *Étude des variétés d'orges inscrites au Catalogue des Espèces et Variétés de Plantes cultivées*

Afin de vérifier si la vascularisation du coléoptile pouvait présenter, en dépit de sa variabilité, un intérêt comme caractère d'appoint dans la systématique des cultivars, nous avons étudié toutes les variétés à 2 et 6 rangs actuellement inscrites au Catalogue des Espèces et Variétés de Plantes Cultivées M., (SIMON 1965). Cet inventaire a été mené conjointement avec le Laboratoire d'Étude des Variétés qui a bien voulu se charger des observations sur le matériel cultivé et récolté à La Minière.

L'ensemble des résultats obtenus à Montpellier et à Versailles-La Minière pendant deux années consécutives 1965 et 1966 intéressent 28 variétés distiques (26 de printemps et 2 d'hiver) et 12 variétés hexastiques (10 d'hiver et 2 de printemps).

Dans le tableau 2, concernant les orges à deux rangs, on peut distinguer 4 groupes :

a) *le groupe I*, caractérisé par la présence apparemment constante de 2 faisceaux vasculaires. Il comporte treize variétés de printemps : *Alfor, Alouette, Amsel, Beka,*

TABLEAU 2

Nombre moyen de faisceaux vasculaires chez les variétés d'orges à deux rangs actuellement inscrites au catalogue français
(Versailles et Montpellier 1965-1966)

Variétés	Montpellier					Versailles-La-Minière					Moyenne générale
	1965		1966		Moyenne des 2 années	1965		1966		Moyenne des 2 années	
	Nombre moyen	% plantes 4 faisceaux	Nombre moyen	% plantes 4 faisceaux		Nombre moyen	% plantes 4 faisceaux	Nombre moyen	% plantes 4 faisceaux		
	1	2	1	2	3	1	2	1	2	3	4
Type I (se reporter au texte)											
13 variétés de printemps 2 variétés d'hiver	2,00	0	2,00	0	2,00	2,00	0	2,00	0	2,00	2,00
Type I-II a											
Piri	2,12	0	2,00	0	2,06	2,00	0	2,00	0	2,000	2,030
Cérès	2,00	0	2,00	0	2,00	2,00	0	2,01	0	2,005	2,003
Carsbergs II	2,10	0	2,00	0	2,05	2,00	0	2,02	0	2,010	2,030
Ingrid	2,06	0	2,03	0	2,045	2,03	0	2,00	0	2,015	2,030
Mamie	2,06	0	2,03	0	2,045	2,03	0	2,00	0	2,015	2,030
Astrid	2,40	10	2,05	0	2,225	2,00	0	2,01	0	2,005	2,115
Type II a											
Fida	2,00	0	2,10	3,3	2,050	2,07	0	2,04	0	2,055	2,053
Certa	2,35	6	2,07	0	2,210	2,02	0	2,03	0	2,025	2,118
Ariel	2,40	0	2,07	0	2,235	2,03	0	2,01	0	2,020	2,128
Rika	2,30	10	2,43	10	2,365	2,05	0	2,02	0	2,035	2,200
Type II b											
Kénia	3,15	40	2,60	10	2,925	2,26	3	2,47	10	2,365	2,645
Aurore	3,20	40	2,70	23	2,950	2,44	2	2,34	1	2,390	2,670
Delta	—	—	—	—	—	2,64	12	2,49	11	2,565	—
Moy. de 27 var. (sauf *Delta*)	2,163		2,08		2,122	2,036		2,036		2,036	2,079

Delisa, Gregor, Mésange, Mosane, Piroline, Regina, Trait d'Union, Volla, Wisa et deux variétés d'hiver : *Noëlle* et *Probstdorf.*

b) *le groupe I-II,* qui est un groupe intermédiaire, où sont classées des variétés de position incertaine, tantôt avec 2 faisceaux seulement, tantôt avec un faible pourcentage de faisceaux supplémentaires. En font partie : *Piri, Cérès, Carlsbergs II, Ingrid, Mamie, Astrid.*

c) *le groupe II a* qui comprend des variétés possédant toujours plus de 2 faisceaux en moyenne, quelles que soient l'année ou la Station. Certaines d'entre elles présentent en outre quelquefois une faible proportion de coléoptiles à 4 faisceaux. Les variétés de ce groupe sont *Fida, Certa, Ariel* (3 variétés provenant de croisements avec *Rika* ou *Herta*) et *Rika.*

d) *le groupe II b* représenté par 3 variétés seulement *Kenia, Aurore, Delta,* toutes également apparentées. Le nombre moyen de faisceaux est élevé, d'une valeur proche ou même supérieure à 2,5. La présence de coléoptiles à 4 faisceaux ou plus est quasi constante.

Dans cet essai, les traitements « Variétés » et « Stations » montrent des différences hautement significatives. Par contre les « années » ne sont pas significativement différentes entre elles. Seule l'interaction « Année × Stations » est significative. Elle est sensible à Montpellier où la moyenne de 1965 est supérieure à celle de 1966. Par contre, à Versailles, les deux moyennes annuelles sont les mêmes.

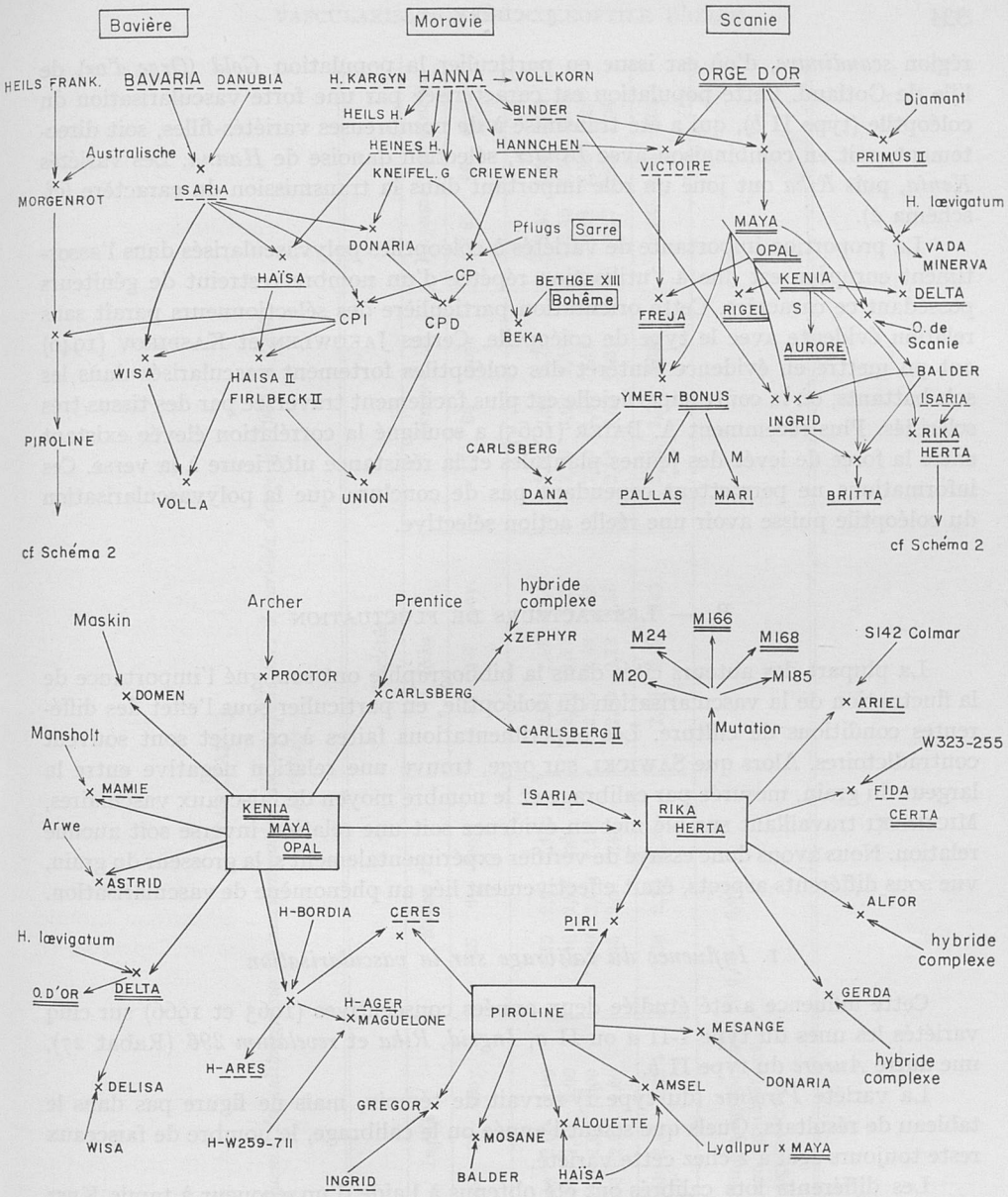
Par l'analyse statistique, il est possible de séparer le groupe II *b* des autres variétés. La variété *Rika* et certaines variétés qui lui sont apparentées peuvent également dans certaines conditions être distinguées d'une part des variétés des types I et I-II *a,* d'autre part des variétés du type II *b.* La classification proposée ci-dessus est artificielle, car il semble exister une série continue de types variétaux soumis à une fluctuation plus ou moins grande.

Les 10 escourgeons d'hiver, ainsi que les 2 escourgeons de printemps *Iris* et *Mars* récemment inscrits au Catalogue, appartiennent pour la plupart au groupe I, sinon au groupe I-II *a* (*Ager, Arès, Escourgeon de Grignon, Précoce Lepeuple*) et ne peuvent être différenciés statistiquement.

3. *Étude des variétés européennes vues sous l'aspect phylogénétique*

La documentation réunie sur la vascularisation des variétés européennes de diverses origines, (orges de pays, sélections de populations, hybrides plus ou moins complexes) provient soit de nos propres analyses, soit des résultats publiés par SAWICKI. La généalogie de ces variétés a fait l'objet de travaux divers, qui nous ont aidés à construire les schémas 1 et 2 (LEIN, 1964 ; AUFHAMMER et *al,* 1958).

Dans le schéma 1, nous avons souligné la triple origine de la plupart de nos variétés de printemps actuelles. En premier lieu, les sélections originaires de *Bavière* présentent le plus souvent une vascularisation binaire du type I ou du type I *a.* Leur influence s'est conservée jusqu'aux variétés allemandes récentes, *Piroline, Wisa, Volla, Union,* etc... Le second centre d'origine est la *Moravie,* avec ses célèbres orges de *Hanna* dont les sélections ont donné 2 types, les uns à vascularisation binaire *Kneifelgerste, Criewener, Vollkorn,* les autres à vascularisation polymorphique, *Heils Hanna, Hannchen, Binder* etc. La troisième origine importante se rattache à la



x : hybridation S : sélection M : mutation

non souligné : type I

\- - - - - - : type I-IIa ou mélange de lignées I et II

——— : type IIa

═══ : type IIb

en minuscules: sans information sur le type de vascularisation

H : orge d'hiver

SCHÉMA 1. — *Généalogie schématique des principales variétés d'orges de printemps européennes vue sous l'angle de l'hérédité du caractère de vascularisation du coléoptile.*

SCHÉMA 2. — *Détail du schéma 1 pour les variétés provenant de* Kenia, Rika *et* Piroline.

région *scandinave*, d'où est issue en particulier la population *Gold* (*Orge d'or*) de l'île de Gotland. Cette population est caractérisée par une forte vascularisation du coléoptile (type II *b*), qui a été transmise à de nombreuses variétés-filles, soit directement, soit en combinaison avec *Binder*, sélection danoise de *Hanna*. Les variétés *Kenia*, puis *Rika* ont joué un rôle important dans la transmission du caractère (cf. schéma 2).

La proportion importante de variétés à coléoptiles polyvascularisés dans l'assortiment européen est due à l'utilisation répétée d'un nombre restreint de géniteurs possédant ce caractère. Cette orientation particulière des sélectionneurs paraît sans relation évidente avec le type de coléoptile. Certes JAKOWLEN et KASPIROV (1940) ont pu mettre en évidence l'intérêt des coléoptiles fortement vascularisés dans les sols battants, où la coûte superficielle est plus facilement traversée par des tissus très sclérifiés. Plus récemment A. BAIER (1965) a souligné la corrélation élevée existant entre la force de levée des jeunes plantules et la résistance ultérieure à la verse. Ces informations ne permettent cependant pas de conclure que la polyvascularisation du coléoptile puisse avoir une réelle action sélective.

B. — Les facteurs de fluctuation

La plupart des auteurs cités dans la bibliographie ont souligné l'importance de la fluctuation de la vascularisation du coléoptile, en particulier sous l'effet des différentes conditions de culture. Les expérimentations faites à ce sujet sont souvent contradictoires. Alors que SAWICKI, sur orge, trouve une relation négative entre la largeur du grain, mesurée par calibrage et le nombre moyen de faisceaux vasculaires, MICZINSKI travaillant sur blé met en évidence soit une relation inverse soit aucune relation. Nous avons donc essayé de vérifier expérimentalement si la grosseur du grain, vue sous différents aspects, était effectivement liée au phénomène de vascularisation.

1. *Influence du calibrage sur la vascularisation*

Cette influence a été étudiée deux années consécutives (1965 et 1966) sur cinq variétés les unes du type I-II *a* ou II *a*, *Ingrid*, *Rika* et *revelatum 296* (Rabat 27), une autre *Aurore* du type II *b*.

La variété *Piroline* (du type I) servait de témoin, mais ne figure pas dans le tableau de résultats. Quels que soient l'année ou le calibrage, le nombre de faisceaux reste toujours égal à 2 chez cette variété.

Les différents lots calibrés ont été obtenus à l'aide d'un secoueur à tamis Kurz Pelz. Les observations ont porté sur 4 classes : largeur de grains supérieure à 2,8 mm, comprise entre 2,8 et 2,5 mm, entre 2,5 et 2,2 mm et inférieure à 2,2 mm.

Les résultats obtenus figurent dans le tableau 3. Seules les différences entre variétés sont hautement significatives. En particulier les variations dues au calibrage ne peuvent être considérées comme différentes de celles de l'erreur. Il n'y a pas non plus de différences annuelles.

L'étude des interactions apporte des informations complémentaires. Toutes les interactions, dont la variance a été calculée, sont hautement significatives (en particulier l'interaction calibrage × variétés) ; s'il n'a pas été possible de mettre en évidence

TABLEAU 3

Influence du calibrage sur la vascularisation du coléoptile chez 4 variétés d'orge en 1965 et 1966
Résultats

Calibrages	Variétés											
	Ingrid			*Rabat 27*			*Rika*			*Aurore*			Moyenne des variétés		
	65	66	moy.	65	66	moy.	65	66	moy.	65	66	moy.	65	66	moy.
2,8	2,00	2,00	2,00	2,35	2,02	2,16	2,70	2,43	2,41	3,00	2,50	2,75	2,42	2,24	2,33
2,5	2,00	2,13	2,06	2,10	2,03	2,06	2,50	2,17	2,33	3,20	3,03	3,11	2,45	2,34	2,39
2,2	2,00	2,00	2,00	2,30	2,07	2,18	2,25	2,63	2,48	2,40	2,83	2,48	2,21	2,36	2,28
déchets	2,00	2,00	2,00	2,45	2,37	2,48	2,00	2,73	2,56	2,10	2,53	2,31	2,27	2,41	2,34
Moy. gén. par variété	2,00	2,03	2,02	2,30	2,12	2,21	2,38	2,49	2,43	2,68	2,72	2,70	2,34	2,34	2,34

Différence entre variétés hautement significatives : d 0,05 = 0,04.
Différences entre calibrages non significatives.
Différences entre années non significatives.

globalement une influence du calibrage sur la vascularisation, on peut cependant conclure que le calibrage n'intervient pas dans le même sens chez chaque variété. Cette influence est aussi perturbée selon les conditions propres de l'année. Ainsi chez *Rika* les plantules provenant de petits grains ont une vascularisation faible en 1965, forte en 1966.

2. *Influence de la situation du grain sur l'épi*

a) *Comparaison des grains du sommet et de la base de l'épi.*

Chez les orges distiques, les grains de la base de l'épi sont souvent légèrement plus gros, ceux du sommet plus petits que les grains du tiers médian. La comparaison a été réalisée sur deux variétés *Rika* et *Aurore*. L'analyse de variance montre qu'il existe une faible probabilité comprise entre 0,80 et 0,95 pour que les différences de vascularisation observées entre la base et le sommet de l'épi soient significatives.

b) *Comparaison des grains médians et latéraux.*

Chez les orges hexastiques du type *pallidum* (escourgeons ou orges à quatre rangs) il existe une différence de poids de 15 à 20 p. 100, selon les variétés, entre les grains médians et les grains latéraux.

Cependant aucune différence significative n'a pu être mise en évidence dans le nombre moyen de faisceaux.

3. *Influence de l'époque de semis*

A Montpellier, les pépinières sont normalement semées en automne. Les semis réalisés au printemps, soumis aux aléas du climat et aux attaques parasitaires produisent des grains mal constitués, le plus souvent fortement échaudés. Pour 7 variétés, les récoltes normales de 1965 et 1966 provenant des semis d'automne sont comparées à une culture de printemps (semis de février). L'étude statistique montre l'effet hautement significatif de l'époque de semis sur la vascularisation du coléoptile. Le semis de printemps dans les conditions défavorables du climat méditerranéen détermine une forte augmentation du nombre moyen de faisceaux : (2,73 au printemps pour 2,33 en automne).

S'il n'est pas possible à l'aide de ces diverses observations d'établir une relation claire entre le taux de vascularisation du coléoptile et la grosseur du grain, il est néanmoins parfaitement net que l'influence des conditions de maturation est prépondérante. De celles-ci dépend en partie l'importance des réserves. On sait en outre que les hormones interviennent dans la prolifération cambiale. Il serait intéressant d'étudier l'action des substances de type hormonal accélérant ou retardant la croissance, avant et pendant la différenciation de l'embryon, alors que se forment les cellules procambiales génératrices du bois et du liber. Le centre de formation des auxines, avant de se situer à l'extrémité du coléoptile (test-avoine de WENT) fonctionne dans l'albumen (O'BRIEN et THIMANN 1965). Il y aurait lieu également de vérifier si une forte vascularisation du coléoptile est liée qualitativement ou quantitativement à la présence d'auxines. On a pu en effet souvent remarquer le fort diamètre et la croissance rapide des coléoptiles polyvascularisés.

CONCLUSIONS

La vascularisation du coléoptile est un caractère transmis héréditairement. Son importante fluctuation sous l'influence des conditions de culture rend difficile la distinction des types à vascularisation binaire (type I) de ceux qui présentent un faible pourcentage de coléoptiles à faisceaux surnuméraires. Cependant la séparation des variétés du type II *b* (coléoptiles fortement vascularisés) et de certaines variétés du type II *a* est susceptible d'apporter une aide non négligeable à la classification des cultivars.

Sur le plan de l'ontogenèse, on a longtemps considéré que le coléoptile avait une structure ligulaire. Après les observations de PERCIVAL, on en vint à considérer qu'il était la première feuille de la plante. En effet chez certaines variétés, on rencontre des coléoptiles fendus longitudinalement à 5 ou 6 cordons vasculaires, dont la taille et la disposition rappellent la structure foliaire. Dans d'autres cas, les faisceaux surnuméraires sont plus petits que les 2 faisceaux symétriques et proviennent clairement d'une dichotomie. La polyvascularisation est-elle un caractère primitif ? A l'appui de cette thèse, il faut citer les données de JAKOWLEW et KASPIROV, qui, chez l'avoine, genre plus jeune sur le plan évolutif, n'ont pas trouvé de coléoptile à plus de deux faisceaux.

En matière de phylogenèse, nos résultats, établis uniquement sur des variétés sélectionnées dans des populations de pays européennes ou des hybrides, montrent que l'utilisation, dans le domaine de l'amélioration des orges de printemps, de géniteurs à forte vascularisation, se traduit par la présence actuelle d'un nombre important de variétés de ce type.

La partie de ce travail destinée à étudier l'influence des facteurs du milieu sur le taux de vascularisation laisse sans réponse de nombreuses questions. L'existence d'une forte interaction entre le facteur génétique et les conditions de développement ne fait pas de doute ; mais le rôle joué par la grosseur du grain, c'est-à-dire par l'importance des réserves mis en avant par plusieurs auteurs n'est pas confirmé dans nos expériences. Ce sont avant tout les conditions qui règnent au cours de la formation de l'embryon, qui sont déterminantes dans l'expression de la vascularisation du coléoptile. Il conviendrait donc, dans un travail ultérieur d'étudier le développement de divers génotypes en conditions contrôlées, en relation avec les principaux facteurs du milieu.

Reçu pour publication en août 1967

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. M. SIMON et ses collaborateurs pour l'aide qu'ils nous ont apportée en mettant obligeamment à notre disposition toutes les observations réalisées au Laboratoire d'Étude des Variétés à Versailles-La Minière.

Nos remerciements vont également à nos collègues de l'I. N. R. A., ainsi qu'à M. le Directeur de la SECOBRA, qui nous ont fourni un important matériel végétal.

SUMMARY

A STUDY OF THE VASCULAR ANATOMY OF THE COLEOPTILE OF « HORDEUM SATIVUM JESS »

The coeloptile of barley, like that of most of the Gramineae, generally consists of two libero-ligneous bundles. This binary type seems to be stable. Certain varieties have coleoptiles with either 2, 3, 4, or 5 vascular strands. This polymorphous type (II*a* or II*b*) is influenced very greatly by the environment.

The French varieties of barley have been classified for convenience into four groups according to their vascular anatomy. With few exceptions, only the varieties of the extreme groups could be clearly differentiated.

Genealogical study of the European spring varieties of barley showed the dual geographical origin of the characteristic governing the polyvascularity of the coleoptile, one arising from *Moravic.* with selections drawn from *Hanna*, the other Scandinavian with varieties of the *Orge d'or* type the genitors *Kenia* and *Rika*, have transmitted the characteristic of polyvenation to our most recent varieties.

It was impossible to point out the relation between seed size and vascularity, but the mean number of bundles increased considerably in spring seed in Mediterranean conditions. The variation in vascularity is closely linked to the developmental conditions of the young embryo.

The study of the vascular anatomy of the coleoptile bears upon morphogenesis (foliar and nonligular structure of the coleoptile), phylogenesis, and, to a certain extent, taxonomy. Moreover, we have at our disposal valuable characteristics for investigating certain aspects of the physiology of development.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUFHAMMER G., et *al.*, 1958. *Barley varieties E. B. C.* 159 p., 2e édition, Elsevier. Amsterdam.

AVERY G. S., 1928. Coléoptile of *Zea Mays* and other grasses. *Bot. Gaz.*, **41**, 101-105.

BAIER A., 1965. Recherches sur la résistance à la verse des céréales. (en allemand). *Bayer. Landw. Jb* 42, **6**, 643-666.

BERGAL P., FRIEDBERG L., 1940. *Essai d'identification des orges cultivées en France.* 306 p. Imprimerie Nationale. Paris.

JAKOWLEW M. K., 1937. On the number of fibrovascular bundles in the coleoptile of barley and oats. *C. R. Acad. Sci. U. S. S. R*, NS **17**, 1-1. 69-72.

JAKOWLEV M. K., KASPIROV A. I., 1940. Coleoptile structural peculiarities useful to wheats and barleys while they are making their way through crustel soil. *C. R. Acad. Sci. USSR*, NS, 26, **6**, 613-616.

LEIN A., 1964. Breeding for malting quality. 312-313. in *Barley Genetics I.* Wageningen, 1963.

MICZINSKI K., 1937. Some observations upon the variability of the coleoptile nervation in wheats. *Z. Pflanzenzücht*, **21**, 465-471.

O'BRIEN T. P., THIMANN K. V., 1965. Histological studies on the coleoptile 1 et 2. *Amer. J. Bot.* **52**, (9), 910-923.

PERCIVAL J., 1921. *The wheat plant.* a monograph 463 p. Duckworth. London.

PERCIVAL J., 1929. The coleoptile bundles of Indo Abyssinian wheat. *Ann. Bot.*, **41**, 101-105.

SAWICKI J., 1955. The coleoptile nervation in *Hordeum sativum* JESS and the importance of this character for the classification and breeding barley (en polon. résumé angl.) *Acta Agrobot.* **3**, 129-166.

SIMON M., 1965. *Identification et classification des variétés d'orges cultivées en France.* S. E. I., étude n° 25.

VAN TIEGHEM PH., 1872. Observations anatomiques sur le cotylédon des graminées. *Ann. Sci. nat., Bot.*, ser. 5, **15**, 236-276.

VAN TIEGHEM PH., 1897. Morphologie de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. *Ann. Sci. nat., Bot.*, ser. 8, **3**, 259-309.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4), 339-355.

ÉTUDE DE LA STABILITÉ D'UNE DÉFICIENCE CHLOROPHYLLIENNE INDUITE CHEZ LE TABAC PAR TRAITEMENT AU MÉTHANE SULFONATE D'ÉTHYLE

H. DULIEU (1)

avec la collaboration technique de Monique CARRÉ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Centre-Est, 21 - Dijon
Institut national de la Recherche agronomique.

Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, 21- Dijon

SOMMAIRE

Une déficience chlorophyllienne induite par traitement des graines au MSE s'est comportée comme une mutation stable durant tout le développement de la plante traitée (M_1), après plusieurs « générations » multipliées végétativement. Elle est transmise à 100 p. 100 des descendants sexués par voie maternelle. Sous certaines réserves, les caractéristiques structurales d'une plante en chimère de tissus normaux et déficients de ce type peuvent être utilisées dans des recherches de morphogenèse.

INTRODUCTION

Le traitement de graines par trempage dans une solution aqueuse de méthane sulfonate d'éthyle (MSE) induit sur de nombreuses plantes issues des embryons traités (M_1) des mutations de déficiences chlorophylliennes (DOMMERGUES, 1962).

Nous en avons nous-mêmes obtenu chez le Tabac (*Nicotiana tabacum* L. et *Nicotiana glutinosa* L.), qui paraissent correspondre à deux catégories différentes par leur mode d'apparition ou leur évolution dissemblable au cours du développement.

(1) Du Centre national de la Recherche scientifique.

Les unes apparaissent précocement (de la première à la quatrième feuille) ; leur phénotype déficient se transmet fidèlement à tout un secteur de la plante. L'importance du secteur muté est ainsi en relation directe avec la structure cyto-histologique du massif épicotylaire traité et l'intensité de la déficience ne varie généralement pas au cours du développement foliaire (DULIEU, 1965).

Le second type correspond à une image en panachure d'apparition plus tardive, sans relation directe évidente avec la structure de l'embryon traité (DULIEU, 1966).

Le premier type de chimère paraissant stable, nous avons pensé que le devenir de chaque constituant au cours de la croissance ultérieure pourrait être utilisé pour marquer les filiations cellulaires, permettant de préciser certains processus de l'ontogenèse. Nous chercherons dans le présent travail à déterminer le caractère héréditaire, au niveau cellulaire, d'une déficience chlorophyllienne d'apparition précoce et stable. Il s'agira donc de démontrer que le constituant blanc est issu par filiation de cellules mutées et qu'il ne donne par filiation que des cellules déficientes. La même constatation devra être faite pour le constituant vert.

De la réponse qui pourra être apportée à cette question dépendra le degré de confiance à accorder à la méthode d'exploration ontogénique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plante-mère utilisée dans toutes ces expériences est issue d'un lot de graines de *Nicotiana tabacum* L., var. *Samsum* traitées pendant 24 heures à 23°C dans une solution aqueuse de MSE à 4 g/l, en 1965.

La perpétuation de la structure en chimère initiale a été assurée par le bouturage *in vitro* de bourgeons axillaires. Une réorganisation de la structure initiale a été obtenue par induction de bourgeons adventifs caulinaires ou foliaires.

Le milieu de culture permettant la néoformation de bourgeons sur culture d'entre-nœuds ou le démarrage des bourgeons axillaires sur culture de nœuds est celui de MURASHIGE et SKOOG (1962), contenant de la kinétine, 1 mg/l ; de l'acide naphtalène-acétique, 0,2 mg/l ; de l'hydrolysat de caséine, 1 g/l. Les bourgeons néoformés sont repiqués sur un milieu ne contenant plus que la solution minérale, les vitamines et le sucre, avant d'être transplantés en pots.

Les bourgeons adventifs foliaires proviennent de fragments de limbe appartenant à des feuilles de différentes structures obtenues sur les plantes de la deuxième série de multiplication végétative. Ces fragments de feuilles sont déposés sur un milieu de culture identique au précédent, enrichi de 10 p. 100 de lait de coco (MAHESWHARI et *al.* 1965). Le bouillon de culture peut être stérilisé à l'autoclave. Les bourgeons sont repiqués très jeunes sur un milieu ne contenant plus que 5 p. 100 de lait de coco, avant d'être bouturés sur milieu minimum comme précédemment et repiqués en pots.

OBSERVATIONS

1. PERMANENCE DU CONSTITUANT DÉFICIENT AU COURS DU DÉVELOPPEMENT INDIVIDUEL DE LA PLANTE TRAITÉE

Sur la pousse épicotylée de la plante-mère qui a servi à cette étude, la zone mutée apparaît sur une petite partie de la surface adaxiale de F_3 (fig. 1) ; elle touche le secteur gauche de F_5, puis l'ensemble de la feuille 8. Ensuite, elle gagne les secteurs droit de F_9 et gauche de F_{10} et finalement envahit tout l'apex au niveau de F_{15}. A

partir de F_8, chaque feuille intéressée par le secteur muté est blanche sur tout son pourtour et verte dans la région centrale (photo 1). Cet aspect se maintient sur toute la pousse dont l'évolution phyllotaxique et morphologique est par ailleurs comparable à celle des plantes-témoins.

La même répartition des zones mutées s'observe non seulement pour les feuilles et la tige, mais aussi au niveau floral et sur les pousses axillaires.

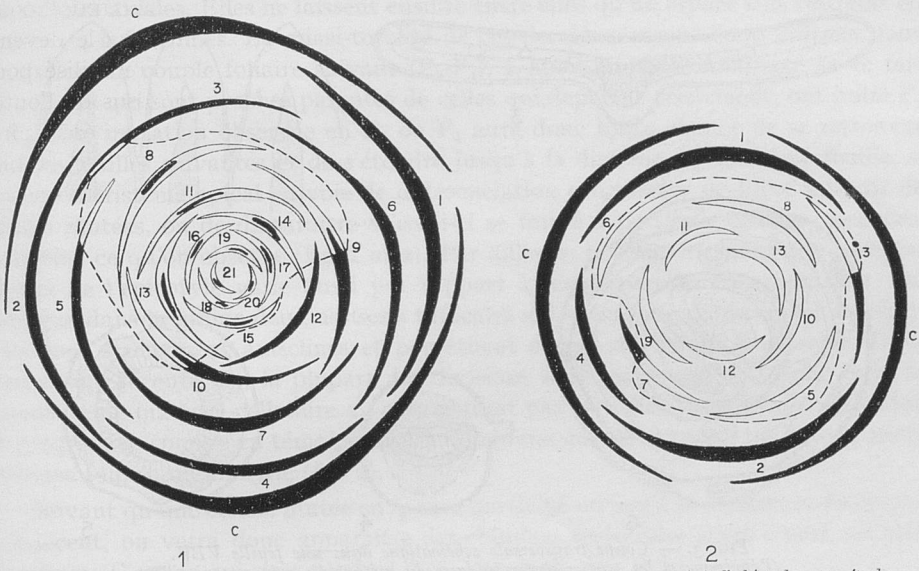


FIG. 1. — *Diagramme de la plantule de* Nicotiana tabacum *n° 365 ayant fait l'objet de cette étude, montrant le mode d'apparition et de généralisation en chimère péricline du secteur méricline blanc apparu sur* f_3. (les traits noirs représentent les parties vertes).

FIG. 2. — *Autre exemple de généralisation d'un secteur jaune sur* Nicotiana glutinosa *L. apparu en* f_3

Le limbe est normalement formé chez le tabac de six couches cellulaires (épiderme supérieur et inférieur ; parenchyme palissadique, trois couches de parenchyme lacuneux). On note, en particulier, pour les feuilles du type de la photo 1, un épiderme vert (cellules épidermiques et stomatiques avec chloroplastes), un parenchyme palissadique et une assise inférieure de mésophylle blanc, deux assises internes du parenchyme lacuneux vertes dans la partie médiane du limbe, blanches dans les zones marginales (fig. 3).

Dans le pétiole (fig. 4), les cellules blanches se répartissent en plusieurs épaisseurs de parenchyme cortical tandis que les éléments verts s'étendent un peu autour du faisceau conducteur. Autour des nervures principales et secondaires de la feuille, il y a plus de deux assises de mésophylle blanc, de même aspect que le parenchyme cortical du pétiole.

Dans les tiges, on retrouve les trois couches concentriques précédentes (fig. 5). Le constituant vert superficiel correspond toujours à l'épiderme ; le constituant blanc se répartit sur cinq à huit épaisseurs de parenchyme cortical, tandis que le constituant vert profond intéresse l'ensemble de la partie interne du parenchyme cortical, l'anneau conducteur et la moelle.

Au niveau floral, la répartition des deux types tissulaires change quelque peu. Dans les sépales (fig. 6 et 7), la partie blanche devient dominante, ne laissant qu'une trace verte centrale ; il apparaît en outre un liséré vert dans la zone intersépalaire. Une stratification en trois couches persiste encore au niveau du carpelle où le constituant déficient s'étale sur plusieurs assises placentaires. Les pétales et les étamines sont peu chlorophylliens (fig. 6).

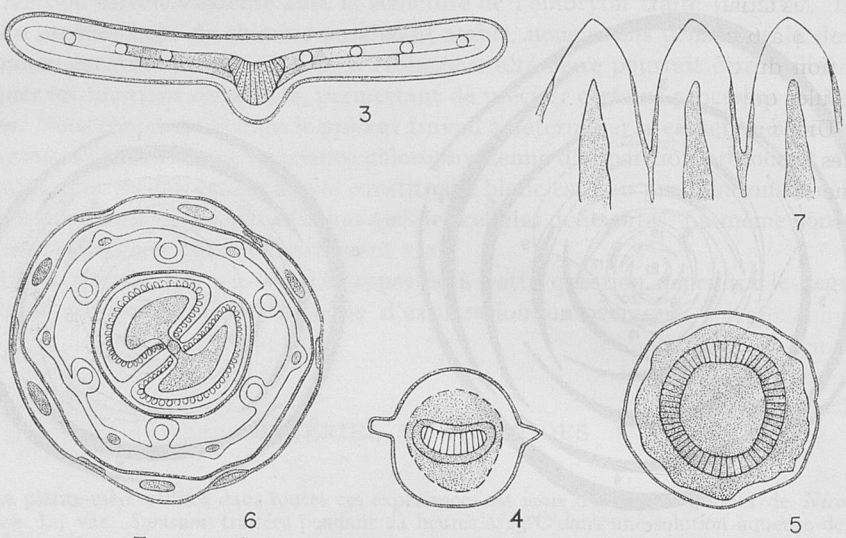


FIG. 3. — *Coupe transversale schématique dans une feuille VBV.*
(l'épiderme et les parties vertes internes du mésophylle sont en pointillés)

FIG. 4. — *Coupe schématique dans le pétiole VBV*

FIG. 5. — *Coupe schématique dans la tige VBV*

FIG. 6. — *Coupe dans une fleur VBV.*
(la corolle gamopétale, la zone d'insertion des étamines et les parois du carpelle sont peu chlorophylliennes)

FIG. 7. — *Aspect des sépales VBV*

Ainsi, observe-t-on sur toute la hauteur de la pousse une remarquable constance dans la coexistence des deux types cellulaires chlorophylliens ; les limites entre eux sont toujours très franches. Indépendamment du fait que la partie déficiente apparaît à un certain niveau (F_4) et qu'elle subit une rapide variation dans la portion de la pousse qu'elle occupe, une constatation s'impose : le phénotype déficient se perpétue de façon identique à lui-même durant tout le développement individuel.

Or, la plante décrite ne constitue nullement un cas exceptionnel après traitement au MSE. Nombreuses sont les jeunes plantes où une image identique de déficience en plage homogène apparaît très tôt et se perpétue sur les feuilles suivantes avec généralisation ou disparition ultérieure : nous citerons un exemple, chez *N. glutinosa* L. (fig. 2). Dans tous ces cas, la netteté de la séparation entre deux phénotypes cellulaires évoque évidemment une structure en chimère de deux constituants dont les filiations restent distinctes.

Notons enfin que les structures observées, en particulier celles des feuilles, correspondent à celles de chimères périclines dont les aspects et les caractéristiques onto-

géniques ont été décrits par de nombreux auteurs : RENNER, 1936 ; DERMEN, 1947 ; BURK et *al.*, 1964 ; TILNET-BASSET, 1963.

En adoptant cette interprétation, on peut avancer l'explication suivante pour l'apparition de la déficience et son installation définitive, telles qu'elles existent dans la plante-mère retenue. Au moment du traitement, les deux premières feuilles sont à l'état de territoires cellulaires encore peu actifs mais déjà individualisés par rapport aux cellules axiales. Elles ne laissent ensuite entre elles qu'un espace très restreint en surface : 4 à 6 cellules. La quasi-totalité de ces dernières seront donc utilisées dans l'initiation du couple foliaire suivant (F_3-F_4). L'apex ultérieur comporte de ce fait des cellules qui sont proches parentes de celles qui,depuis le traitement, ont initié F_3 et F_4. Une mutation observée en F_3 ou F_4 aura donc toute chance de se retrouver dans les feuilles suivantes et de s'étendre jusqu'à la dixième ou douzième feuille, si le jeune méristème apical en voie de différenciation progressive prolifère à partir de cellules mutées, ou de disparaître si celui-ci se forme à partir de cellules normales. C'est bien ce qu'on observe (fig. 1 et 2). Par ailleurs, le comportement des quelques cellules de l'épicotyle varie aussi par rapport à leur situation en profondeur. On distingue dans la graine deux assises « tunicales ». Dans l'assise externe (t_1), les divisions sont strictement anticlines et perpétuent ce qui deviendra l'épiderme. Dans l'assise sous-jacente (t_2), la plupart des divisions sont également anticlines, mais la fourniture de matériel cellulaire au corpus n'est pas terminée : son individualisation est progressive comme en témoignent les nombreux cas de chimères où le tissu muté intéresse tout le mésophylle (fig. 2).

Suivant qu'une cellule mutée en t_2 aura participé ou non à la formation du corpus sous-jacent, on verra donc apparaître des chimères sectoriales mises à part, ou bien mériclines. C'est ce qui s'est produit dans l'exemple étudié ici.

Ainsi, arrive-t-on à proposer une interprétation cohérente de l'ensemble des faits observés, rejoignant les conclusions qu'on pourrait tirer de l'étude histogénique de l'épicotyle depuis la phase embryonnaire.

A titre d'hypothèse de travail, nous considérerons donc comme issues de t_1, t_2 et C (tunica bisériée et corpus), les trois zones L_1, L_2 et L_3 superposées, à phénotypes différents, que nous appellerons V (vert) et B (déficient), suivant le principe de DERMEN (1947). La plante-mère aurait donc la constitution VBV, c'est-à-dire dont les tissus en L_1 sont verts, en L_2 blancs et en L_3 verts.

Tout ceci repose sur l'hypothèse de la stabilité phénotypique de chaque constituant que nous chercherons à confirmer dans les chapitres suivants.

2. PERMANENCE DE LA DÉFICIENCE APRÈS LA REPRODUCTION SEXUÉE

Quel que soit le pollen utilisé, la déficience est transmise à p. 100 par le constituant blanc maternel s'il est localisé au moins en L_2 dans les fleurs. Par contre, le pollen provenant du secteur blanc ne transmet pas la mutation à sa descendance. Aucune indication précise ne permet encore de préciser le facteur responsable d'un tel comportement héréditaire.

3. Permanence de la déficience au cours de la multiplication végétative après dédifférenciation

3. 1. *Divers types de structures gemmaires obtenues*

3. 11. *Faits.*

Le bouturage *in vitro* des bourgeons axillaires perpétue la structure initiale VBV (photo 6).

Une première série de plantes néoformées a été obtenue par mise en culture *in vitro* de fragments d'entre-nœuds de la plante-mère. Sur l'explantat apparaissent

TABLEAU I

	Ordre de fréquence décroissante	Constitution en chimère des explantats				
		VBV	VVV	VVB	VBB	BBB
A — Fragments de limbe						
(1) Structure	+++	VVV	VVV	VVV	VVV	BBB
(2) Origine		L_1 ou L_3	?	L_1 ou L_2	L_1*	?
(1) Structure	++	BBB	—	—	BBB	—
(2) Origine		L_2*	—	—	L_2 ou L_3	
(1) Structure	+	VBB (VBB-VVB)	—	BBB	VBB (VBB-VVB)	—
(2) Origine		$L_1 + L_2$*	—	L_3*	$L_1 + L_2$*	
B — Fragments d'entre-nœuds						
(1) Structure	+++	VVV	VVV	VVV	VVV	—
(2) Origine		L_1 ou L_3	?	L_1 ou $L_1 + L_2$	L_1*	
(1) Structure	++	BBB	—	—	VBB (VBB-VVB)	—
(2) Origine		L_2*			$L_1 + L_2$*	
(1) Structure	+	VBB (VBB-VVB)	—	BBB	BBB	—
(2) Origine		$L_1 + L_2$*		L_3*	L_2 ou L_3	

Le tableau 1 donne en 1 la structure des apex issus des bourgeons néoformés en fonction de la structure en chimère péricline des explantants, dans les cas où l'explantat est «A» un fragment de limbe, «B» un fragment d'entre-nœud ; en 2, sont indiquées les origines possibles.

Les astérisques attirent l'attention sur les cas particuliers où l'origine du bourgeon néoformé peut être attribuée avec certitude à une seule couche de l'explantat.

des bourgeons adventifs évoluant ensuite en pousses d'aspect juvénile. On constate que les deux types de tissus constituant la chimère péricline initiale VBV réapparaissent mais sont répartis différemment : les feuilles de certains bourgeons sont blanches avec épiderme vert (VBB), ou sont entièrement vertes (VVV) ou entièrement blanches (BBB) (photo 8) ; de plus, les L_2 et L_3 sont parfois hétérogènes. formant des images sectoriales VBB-VVB (photo 7).

Ensuite, à partir des plantes de néoformation, une seconde série de cultures (photo 5) est pratiquée en utilisant des fragments de tiges et de limbes provenant des trois sortes de chimères périclines obtenues : VBV, VVB, VBB. Les pousses VVV issues de la même chimère, ainsi que des pousses blanches maintenues *in vitro* (BBB ont servi de témoin de comparaison (tabl. 1).

Constatations :

1. La constitution initiale VBV ne se retrouve pas dans les néoformations.

2. On obtient les mêmes types de chimères à partir de fragments de tiges et de limbes, avec des fréquences un peu différentes.

3. Le type des néoformations le plus fréquent correspond à celui de la L_1 ou L_2, ou de $L_1 + L_2$. Plus rarement, le bourgeon est du type de la L_3, comme dans le cas où la mise en culture de limbes VVB aboutit à la sortie de bourgeons blancs.

4. De plus, dans les pousses issues de tiges ou de limbes, il y a des images sectoriales VBB-VVB, plus rarement VBB-VVV, ou BBB-VVV.

5. On trouve donc des bourgeons issus certainement de L_1, $L_1 + L_2$, L_2 ou L_3 comme le démontrent les cas marqués par un astérisque.

3. 12. *Interprétations et confirmations histogénétiques.*

Les hypothèses sur la stabilité et la coexistence de deux types cellulaires chlorophylliens normal et déficient sont confirmées par ces résultats :

1. Le caractère des tissus néoformés est « hérité » de celui des tissus de l'explantat qui lui ont donné naissance.

2. Il est possible de séparer les deux constituants.

Nous devons en plus pouvoir interpréter les modifications de leur répartition au sein des pousses néoformées et justifier ces interprétations par l'étude de l'apparition des bourgeons adventifs.

A — *Fragments de limbes.* — L'observation de coupes histologiques de fragments de limbes après 6 à 15 jours de culture permet de distinguer plusieurs niveaux dans l'activité de recloisonnement.

1. Localement, l'épiderme peut être seul le siège d'une activité de dédifférenciation et de prolifération. Un nombre très limité de cellules épidermiques se cloisonnent alors dans des sens périclines ou obliques, comme dans un nodule embryoïde (photo 10) Plusieurs assises du futur bourgeon auront donc le même type cellulaire que l'épiderme dont elles dérivent. On isolera ainsi des bourgeons verts à partir de limbes VBB ou VBV.

2. Les foyers les plus fréquents de la prolifération prennent naissance dans l'assise sous-épidermique, atteignant ou non l'épiderme. Dans ce premier cas, celui-ci subirait seulement des cloisonnements anticlines et envelopperait la prolifération sous-jacente, permettant ainsi l'apparition de type VBB à partir d'explantats VBV

PHOTO 1. — *Feuille en chimère péricline VBV*

PHOTO 2. — *Feuille avec deux secteurs VBV et VVB* (à gauche), *ce dernier correspondant au remplacement radiaire du constituant B en L_2 par le constituant V externe*

PHOTO 3. — *Feuille VBB avec secteur VVB apparu pendant l'initiation foliaire et n'intéressant que la face supérieure du limbe*

PHOTO 4. — *Feuille VBB avec îlots VVB dus à des cloisonnements périclines tardifs de l'épiderme*

PHOTO 5. — *Fragment de limbe après 15 jours de culture.* (le bourgeonnement adventif est visible)

PHOTO 6. — *Pousse VBV produite par bouturage* in vitro *des zones axillaires des feuilles VBV*

PHOTO 7. — *Pousse en chimère sectoriale VVB-VBB issue d'un bourgeon adventif sur entre-nœud VBV*

PHOTO 8. — *Pousse BBB issue d'un bourgeon adventif sur tige VBV*

PHOTO 9. — *Pousse en mosaïque BBB-BV néoformée à partir d'un îlot issu de cellules réversées à l'état chlorophyllien sur des pousses BBB*

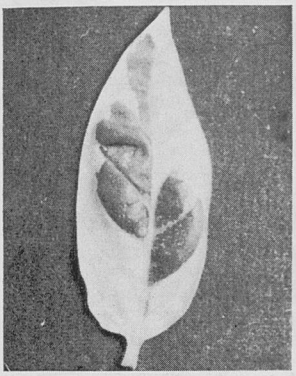


PHOTO. 1.

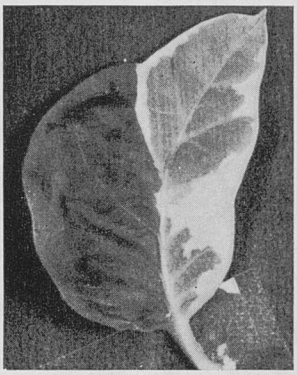


PHOTO. 2.

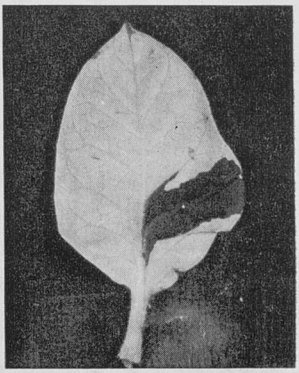


PHOTO. 3.

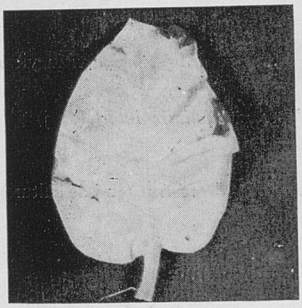


PHOTO. 4.

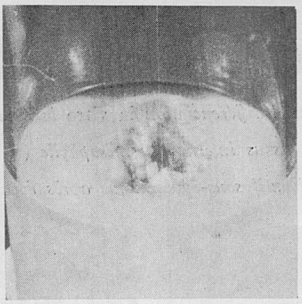


PHOTO. 5.

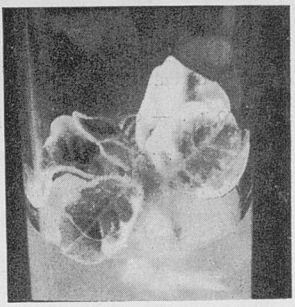


PHOTO. 6.

PHOTO. 7.

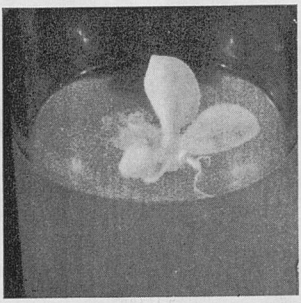


PHOTO. 8.

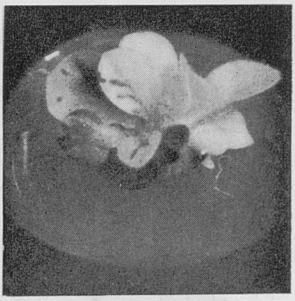


PHOTO. 9.

PHOTO 10. — *Cloisonnements péri-et anticlines de l'épiderme foliaire en voie de dédifférenciation* in vitro (12 jours de culture)

PHOTO 11. — *Cloisonnement après dédifférenciation* in vitro *laissant l'épiderme foliaire intact* (12 j)

PHOTO 12. — *Cloisonnements des tissus internes du mésophylle* (12 j)

PHOTO 13. — *Bourgeonnement adventif sous-épidermique après déchirement de l'épiderme* (12 j de culture)

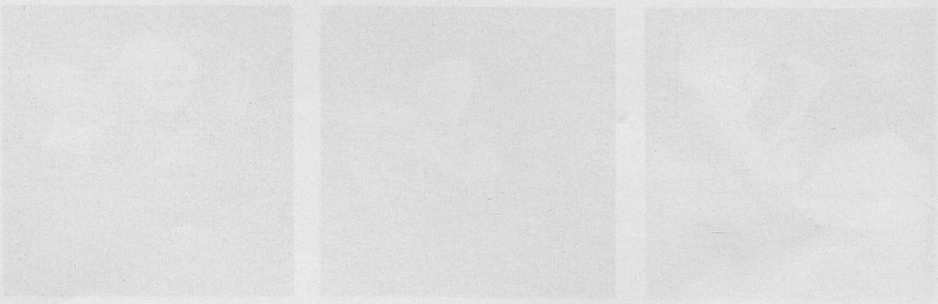


PHOTO 10.

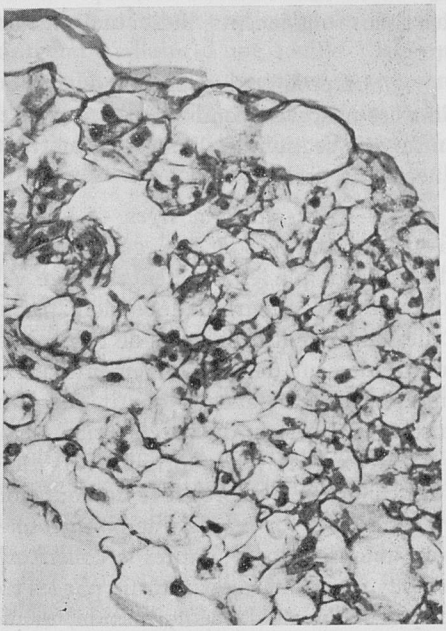


PHOTO 11.

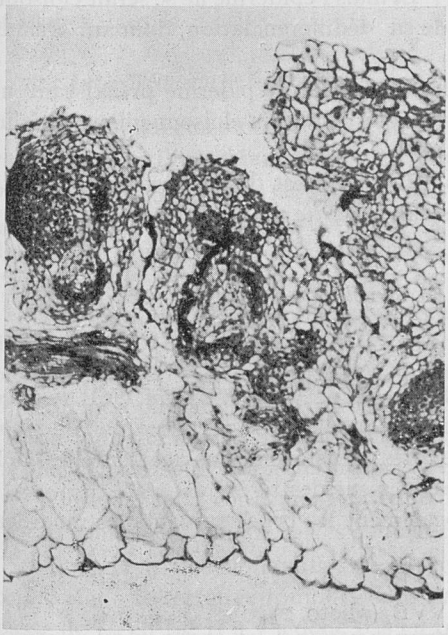


PHOTO 12.

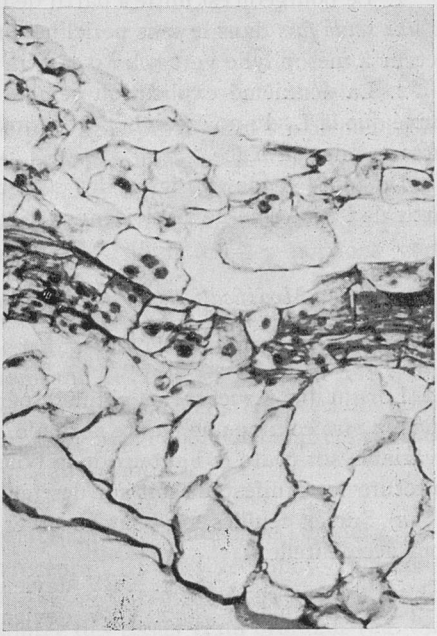


PHOTO 13.

ou VBB. Dans le second cas, l'épiderme reste différencié et se déchire sous la poussée des tissus sous-jacents, individualisant des bourgeons à partir de L_2 ou L_3 (photos 11 et 13).

3. La prolifération ne concerne que la zone la plus interne, au voisinage immédiat des faisceaux conducteurs (photo 12). Ce type d'organisation est fréquent sur la surface de section des limbes, permettant à des bourgeons de prendre naissance uniquement à partir de L_3.

B — *Fragments de tiges.* — Les explantats sont cylindriques. Les bordures de la surface latérale sont le siège d'un cloisonnement intensif des cellules épidermiques. Il en résulte que les fragments de tige VBB initient une couronne de bourgeons verts tout autour de la surface de section ; parmi ceux-ci on voit apparaître des pousses VBB. Celles-ci peuvent être issues de territoires dans lesquels l'épiderme préexistant aurait subi seulement des cloisonnements anticlines. Les pousses blanches BBB prennent entièrement naissance à partir des tissus profonds sur la section, au niveau des faisceaux libériens, du parenchyme cortical ou de la moelle.

Si l'explantat a la formule VBV, la prolifération a lieu aux mêmes endroits, ce qui explique le nombre élevé de bourgeons VVV, d'origine externe ou profonde.

Ainsi, les foyers réels de bourgeonnement adventif correspondent bien à ce que nous avions supposé d'après la constitution des pousses néoformées : la structure de la nouvelle chimère est fournie par les trois nouvelles couches les plus externes mises en place lors de la néoformation, même si la prolifération s'étend plus profondément jusqu'aux formations criblo-vasculaires.

L'apparition d'images sectoriales VBB-VVB peut s'interpréter de deux façons :

1. Le bourgeon est initié à partir de $L_1 + L_2$ mais l'épiderme ne se serait cloisonné qu'*une seule fois* dans le sens péricline lors de sa dédifférenciation, donnant ainsi un secteur à mésophylle vert (photo 7).

2. La deuxième explication semble plus probable : l'épiderme préexistant n'a donné que la L_1 du nouveau bourgeon, mais celle-ci a subi un cloisonnement péricline après sa mise en place.

De toute façon, l'origine des secteurs VBB-VVV est due à une organisation à partir de l'épiderme ne se cloisonnant que *sur une partie* du territoire d'initiation.

3. 2. *Modifications accidentelles de la structure en chimère péricline*

3. 21. *Faits.*

Lorsqu'une structure en chimère péricline de type VBV, VBB ou VVB se développe *in vivo* comme une plante normale, il arrive qu'elle ne se perpétue pas de façon invariable sur toute la hauteur de la pousse : des transformations accidentelles de la structure se manifestent soit sur des feuilles, soit sur des tiges.

a) Sur les feuilles, on peut observer localement les types suivants de modifications accidentelles :

1. VBV devient VBB
2. VBV devient VVB (photo 2)
3. VBB devient VVB (photo 3)
4. VVB devient VVV

Dans le premier cas, l'aspect vert de la partie centrale du limbe disparaît, ce qui n'est pas très fréquent : ce changement est alors lié à un stade particulier de l'organogenèse ; ainsi, les deux préfeuilles d'un bourgeon axillaire d'une feuille VBV ont parfois une structure VBB alors que les feuilles suivantes de ce bourgeon reprennent l'aspect normal VBV. La zone verte centrale peut aussi n'intéresser par exemple que la moitié du limbe, correspondant à un étalement plus profond des tissus blancs dans la profondeur de la tige. On est alors en présence d'une feuille dont le mésophylle profond est en chimère méricline.

Dans les deuxième et troisième cas, assez fréquents, la nouvelle zone verte mise en place en L_2 dans une chimère VBV (photo 2) ou VBB affecte plusieurs feuilles proches, sur leurs faces supérieures ou inférieures, ou bien une seule feuille, de façon dissymétrique sur chaque face (photo 3), ou bien encore une petite partie d'une seule feuille et sur une seule de ses faces (photo 4).

Dans le quatrième cas (VVB → VVV), le tissu blanc interne est éliminé de l'initiation foliaire et l'aspect en chimère des feuilles disparaît.

b) Sur les tiges, on observe les mêmes changements de constitution que ceux décrits pour les feuilles, en relation étroite avec eux. Les tissus profonds des tiges, anneau conducteur et moelle, peuvent être cependant de types différents des tissus foliaires et subir des variations qui leur sont propres, invisibles sur les feuilles.

Ainsi, à des feuilles de constitution VBV, correspond une structure de tige VBV-V. Comme la structure VBV est la structure initiale, les couches profondes sont restées inchangées et n'ont pas été gagnées par la mutation.

A des feuilles de constitution VBB ou VVB correspondent des structures de tige VBB-B, VBB-V ou VVB-V, VVB-B. Il y a souvent juxtaposition de tissus verts et blancs dans la moelle.

3. 22. *Interprétations.*

Un remplacement de la structure VBV par VBB proviendra simplement d'une variation dans l'importance de la participation de la t_2 à la genèse foliaire. Les deux préfeuilles peuvent dans ces cas être initiées à partir des deux assises tunicales t_1 et t_2, contrairement aux feuilles suivantes. C'est aussi ce qui s'observe lors du passage du niveau végétatif au niveau inflorescentiel, puis floral, où les portions vertes s'amoindrissent.

Pour les autres types de remplacements, comme VBV devenant VVB et VBB donnant VVB, on pensera que leur origine est due à un cloisonnement péricline inhabituel de la t_1 ou de l'épiderme (L_1), introduisant des cellules de type vert dans la zone du mésophylle. Si cette introduction s'effectue dans le méristème terminal avant l'initiation foliaire, au cours de cette initiation, ou dans l'ébauche foliaire, l'aspect de la plage verte sera semblable respectivement aux photos 2, 3 et 4.

Plusieurs faits confirment cette hypothèse :

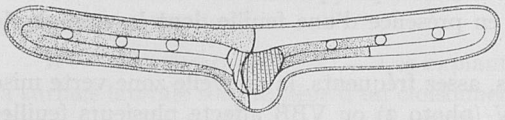
a) toutes ces plages vertes sont immédiatement au contact de l'épiderme,

b) dans les cas de modification de la structure VBV en VVB (photo 2), le constituant blanc se retrouve toujours dans l'assise immédiatement inférieure : il est donc passé de L_2 en L_3. Il n'y a donc pas eu remontée des tissus verts profonds (fig. 8).

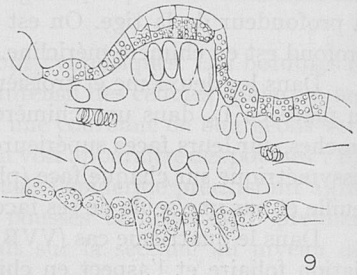
De plus, s'il y avait eu réversion locale à l'intérieur même des couches et des filiations blanches, il n'y aurait pas toujours, dans le cas VBV-VVB, un changement

concomitant du constituant vert en blanc dans la couche sous-jacente, donnant à ce secteur VVB l'aspect d'un négatif du secteur VBV (photo 2 et fig. 8).

c) Enfin, dans les cas d'une tache foliaire de petite dimension (photo 4) (dédoublement tardif dans l'ébauche foliaire), il y a superposition des tissus verts et d'une structure par ailleurs complète de la feuille (fig. 9).



8



9

FIG. 8. — *Coupe schématique dans une feuille en secteur VBV-VVB* (type photo 2)

FIG. 9. — *Dessin d'une coupe de limbe VBB au niveau d'un îlot vert, montrant l'origine externe des cellules chlorophylliennes*

On peut donc affirmer que l'apparition d'un secteur vert accompagné d'une modification partielle de la chimère est bien due à un recloisonnement péricline de l'assise externe dans l'apex caulinaire ou dans l'ébauche foliaire.

La disparition totale de la structure en chimère dans les feuilles VVB-VVV s'interprète par le dédoublement dans le méristème de la couche L_2 ou par l'initiation des feuilles à partir des deux assises jusque-là les plus externes de l'apex.

En définitive, toutes les images décrites, de plantes issues de néoformations de bourgeons et de la néoformation elle-même, cadrent parfaitement avec la notion de chimère dans laquelle coexistent deux constituants, l'un normal, l'autre déficient, dont les filiations sont juxtaposées. Ces structures ne sont pas d'une stabilité totale mais les changements observés illustrent les diverses possibilités qu'on peut prévoir *a priori* dans le fonctionnement d'une pousse feuillée.

4. Étude de la stabilité des deux phénotypes cellulaires

De toutes les observations qui précèdent, il résulte déjà que la déficience obtenue par traitement au MSE était d'une grande stabilité : la question posée ici est de savoir si cette stabilité est absolue, c'est-à-dire si des cellules mutées donnent toujours naissance à des cellules de même phénotype ou bien si des altérations ou des réversions au niveau cellulaire sont possibles avec une certaine fréquence.

Pour répondre à cette question, la méthode la plus simple consiste à isoler des cellules ou des tissus entièrement mutés et de les multiplier sous forme de plantules : toute cellule redevenant verte sera ainsi immédiatement décelée. De plus, l'étendue et la forme d'une plage verte éventuelle permettraient de savoir à quel stade approximatif du développement des feuilles le changement a eu lieu.

Des tissus blancs issus de néoformations de limbe VBV ont été isolés, de même que des plantules blanches issues des graines de la génération sexuée. Leur constitution BBB a été vérifiée par l'examen de l'épiderme : celui-ci est sans chloroplastes même dans les cellules stomatiques.

Les bourgeons entièrement blancs obtenus de ces deux façons ont été multipliés par boutures *in vitro*. Sur certaines feuilles de ces plantules, il se produit quelquefois des retours à un état cellulaire chlorophyllien, qui apparaissent le plus souvent sous forme de plages de surface réduite, allant d'une dizaine de cellules à quelques millimètres de surface foliaire.

Les caractéristiques morphologiques de ces plages sont les suivantes :

1. Leur fréquence est très faible par rapport à celle des plages vertes issues du dédoublement de la t_1 verte, dont il a été fait état précédemment dans la description des chimères VBB. Le tableau suivant précise ces rapports de fréquence :

nombre de plages par feuille.....	0	1	2	3	4	5	6	7
nombre de feuilles VBB	229	30	16	5	1	1	0	2
nombre de feuilles BBB.....	151	3	0	1	0	0	0	0

2. Les cellules vertes se situent dans le deuxième cas dans le parenchyme palissadique aussi bien que dans une des trois assises du mésophylle lacuneux.

3. Leur couleur verte est souvent plus claire que celle du tissu vert normal.

4. Les cellules vertes, obtenues par réversion des cellules blanches peuvent se dédifférencier et donner naissance à des bourgeons adventifs dans lesquels la distribution des zones vertes et blanches est le plus souvent complexe,re flétant l'instabilité des phénotypes obtenus (photo 9). L'étude de ces réversions est actuellement en cours.

Par contre, la perpétuation du constituant vert normal de la chimère après son isolement des tissus blancs montre sa stabilité absolue : les plantes obtenues par néoformation à partir de tissus verts ont été observées pendant tout leur développement : jamais le phénotype n'a varié. Il est donc exclu de pouvoir isoler des cellules blanches à partir du constituant vert qui n'a pas subi la mutation.

DISCUSSION ET CONCLUSION

1. La déficience chlorophyllienne étudiée présente un caractère indiscutable de *stabilité dans sa coexistence avec le tissu normal.*

1. 1. Le nouveau phénotype peut être observé depuis les premières feuilles de la plantule jusqu'aux stades inflorescentiel et floral. A aucun moment de ce développement, on ne peut observer la transformation du phénotype vert normal en phénotype muté. Les variations observées dans le développement d'une structure en chimère : disparition rapide et précoce d'un des deux constituants, constitutions ou non d'une structure chimérique péricline, sont des conséquences du fonctionnement des méristèmes et des modalités de l'initiation et de la croissance foliaires.

1. 2. Le phénotype cellulaire déficient est transmis par les graines. Cette transmission s'effectue par voie exclusivement maternelle, mais une telle particularité n'enlève rien à la réalité de la perpétuation héréditaire somatique du caractère muté.

1. 3. Le même phénotype se maintient au cours des séries de multiplication végétative de la chimère. Les techniques de bouturage et de néoformation *in vitro*,

s'avèrent être un moyen intéressant de multiplication d'une chimère et permettent d'en transformer les structures.

Inversement, dans l'étude des mutations somatiques, elles rendent possible la régénération des plantes entières à partir de fragments différenciés, afin d'en obtenir une descendance végétative ou sexuée. De plus, par la même méthode, les deux constituants peuvent être séparés, donnant naissance à des pousses stables, blanches ou vertes.

1. 4. La transformation apparente de la structure foliaire VBV en VVB qui pourrait passer à un premier examen pour une preuve de l'instabilité du phénotype déficient, est d'ordre purement ontogénique : la duplicature péricline de la L_1 au sein du méristème caulinaire. Cette interprétation est confirmée par l'étude du phénomène quand il est très tardif et qu'il n'apparaît que sur des feuilles déjà en voie de différenciation. Dans les îlots verts qui se manifestent alors, les recloisonnements périclines de l'épiderme demeurent apparents et aboutissent à la formation de lentilles constituées d'une couche de cellules palissadiques chlorophylliennes surajoutée à la structure foliaire normale (fig. 9).

2. Le *degré de stabilité* au niveau cellulaire de chaque phénotype n'est toutefois pas exactement le même : alors que le type chlorophyllien normal est particulièrement stable et n'a jamais engendré de cellules blanches au cours de nos expériences de contrôle, le type déficient peut, assez rarement, redevenir chlorophyllien, sans qu'on puisse parler d'un véritable retour à la condition initiale.

En principe, il est possible de fairela distinction entre cette variation et toutes les précédentes : elle n'est pas liée à la couche L_1 par dédoublement. Comme dans les feuilles VBB ou VBV, les plages vertes dues à des réversions sont le plus souvent de couleur différente du vert normal.

Quoi qu'il en soit, la multiplication d'un clone blanc issu de la chimère initiale, par bouturages successifs des régions axillaires, maintient le phénotype blanc. Si quelques plages de surface réduite, localisées dans une seule assise du mésophylle, sont retournées parfois à un état chlorophyllien, nous n'avons constaté, *in vivo* de tels retours qu'à une phase très tardive de l'ontogénie foliaire, à un stade où les cellules qui sont l'objet de cette transformation sont différenciées et ne participent plus à la mise en place des structures fondamentales.

3. Ayant acquis la certitude que chacun des deux constituants de la chimère décrite ici sont héréditairement stables et ne se transforment pas l'un en l'autre, nous pouvons justifier, dans les cas semblables à celui-ci, leur utilisation dans des recherches de morphogenèse.

Cependant, il ne faut pas perdre de vue que l'utilisation d'un tissu déficient comme traceur ontogénique doit être faite avec prudence. Ainsi, il faut pouvoir déterminer dans chaque cas si une variation phénotypique est d'origine histogénique ou si elle peut provenir d'une modification du type cellulaire muté.

Par ailleurs, il ne faut pas méconnaître la possibilité que les modifications des structures périclines VBV ou VBB en VVB pourraient ne pas exister avec une fréquence importante dans l'ontogénie d'une plante normale. A notre avis, il est peu probable que la croissance de la L_1 dans les *méristèmes* dont la constitution héréditaire est homogène, se fasse sans les accidents dont nous trouvons ici une illustration fré-

quente, d'autant plus que les duplicatures les plus précoces ont lieu lorsque les différences plastidiales entre les cellules normales et les cellules mutées ne se marquent pas encore.

Par conséquent, les conclusions tirées de l'observation des chimères pourront, avec les réserves que nous venons de faire, s'appliquer aux organismes normaux.

Reçu pour publication en août 1967.

SUMMARY

STUDY OF THE STABILITY OF THE CHLOROPHYLL DEFICIENCY INDUCED IN TOBACCO BY TREATMENT WITH ETHYL METHANESULPHONATE

Treating the seeds of *Nicotiana tabacum* L. with EMS causes, among other things, the early appearance of deficient areas (fig. 1 and 2) and of a homogenous type ; the phenomenon is interpreted as a mutation and the resulting plant as a chimaera with two stable constituents.

It is essential to be able to confirm this interpretation before using chimaera plants as a means on investigating morphogenesis. The present work consists of choosing a parent plant in early chimaera and of following the future of its two constituents from the moment when they attain a periclinal leaf structure GWG (green epidermis (t_1), the white derivatives of t_2, and green derivatives of *c* (corpus) (photo 1).

The periclinal chimaera is maintained up to the enclosed floral stage (figs. 3 to 7).

The deficiency is transmitted by the sexual way, owing to an exclusively maternal inheritance.

The experimental research into organogenesis based on the neoformation of adventitious buds from fragments of stems and laminae (photos 5 to 8), of constitutions in periclinal chimaeras GWG, GWW and GGW, bears on the study of the stability of the deficiency, on the somatic heredity of the mutation and the coexistence of two constituants with distinct descents.

The perpetuation of the periclinal state suffers fairly frequent ontogenic « accidents », like the periclinal redivision of the external layer at all the stages of ontogeny of the shoot (photos 2 to 4, (figs. 8 and 9).

The stability in the perpetuation of the normal phenotype is very great ; that of the mutated phenotype is a little smaller, so that the idea of mutation must be accompanied in this case by a possibility of new variations (photo 9).

Nevertheless, a favourable conclusion is drawn with regard to the actual value of a method consisting of using these chimaeras as objects of study in morphogenesis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURK L. G., STEWART R. N., DERMEN H., 1964. Histogenesis and genetics of a plastid-controlled chlorophyll variegation in tobacco. *Amer. J. Bot.*, **51**, nº 7.

DERMEN H., 1947. Histogenesis of some Bud Sports and variegations. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **50**, 51-73.

DOMMERGUES P., 1962. Mutagenèse expérimentale. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 67-78.

DULIEU H., 1965. Réactions morphologiques des plantules de *Nicotiana tabacum* L. et *Nicotiana glutinosa* L. au traitement des graines par le méthane sulfonate d'éthyle. Conséquences sur l'apparition de mutations chlorophylliennes somatiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 359-372.

DULIEU H., BUGNON F., 1966. Chimères chlorophylliennes et ontogénie foliaires chez le Tabac. *C. R. Acad. Sci.*, **263**, 1714-1717.

DULIEU H., 1967. Sur les différents types de mutations extranucléaires induites par le méthane sulfonate d'éthyle chez *Nicotiana tabacum* L. *Mutation Res.*, **4**, 177-189.

MAHESWHARI S. C., GUPTA G. R. P., GUHA Sipa. 1965. *In vitro* production of buds from leaves of *Nicotiana tabacum* L. *Naturwissenschaften*, **52**, 22, 623-4.

MURASHIGE T., SKOOG F., 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with Tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-496.

RENNER O., 1936. Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubbatter. *Flora*, **130**, 218-290.

TILNEY-BASSET R. A. E., 1963. The structure of periclinal chimaeras. 1. The analysis of periclinal chimaeras. *Heredity*, **18**, 3, 265-285.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4), 357-373.

ÉTUDE DE LA BIOLOGIE FLORALE DE L'ARTICHAUT (*CYNARA SCOLYMUS* L.) ; APPLICATION A LA SÉLECTION

Ire Partie — Données sur la biologie florale

C. FOURY

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Afin de mettre au point un programme de sélection par voie sexuée de l'Artichaut, l'étude de la biologie florale de cette espèce a été entreprise à la Station d'Amélioration des Plantes maraîchères de Montfavet.

Des coupes fines ont permis de suivre le développement des organes sexuels : les sporophylles apparaissent à peu de jours d'intervalle, mais la méïose de la macrospore se produit environ 6 jours après celle de la microspore.

L'observation attentive de la floraison a expliqué le fonctionnement de la fleur et mis en évidence le rôle des insectes pollinisateurs.

Des pollinisations manuelles ont révélé la protandrie marquée des variétés étudiées et la possibilité d'obtenir des graines après autopollinisation.

Des indications techniques sur la production de graines ont pu être recueillies.

L'amélioration de l'Artichaut est conduite, à Montfavet, selon deux méthodes :

— sélection clonale dans la population *Violet de Provence*,

— sélection par voie sexuée faisant intervenir de nombreuses populations d'origines françaises et étrangères.

Les travaux effectués à la Station depuis 1960 ont montré l'intérêt et les limites de la sélection clonale. Il est apparu assez vite que la voie sexuée en restituant la variabilité de l'espèce offrait plus de possibilités pour atteindre nos objectifs : élargissement de la gamme de précocité, augmentation des rendements, amélioration de la qualité des capitules consommés frais ou en conserve.

Le manque d'éléments bibliographiques et l'existence de données expérimentales contradictoires nous ont imposé l'étude préalable de la biologie florale. Ces travaux préparatoires ont débuté en 1964. Leur but est limité à la recherche des seules infor-

mations nécessaires à l'établissement du plan de sélection. De nombreuses tentatives infructueuses de pollinisation nous ont amenés, après une observation plus attentive de l'inflorescence et de la fleur, à accorder une grande place à la morphologie. Le plan de travail était alors tracé ; suivre dans le temps l'évolution des organes, et en tirer, chemin faisant, les conclusions. Nous suivrons ce même plan pour exposer les résultats.

I. — DU PRIMORDIUM A L'ÉCLOSION DE LA FLEUR : DONNÉES SUR L'ORGANOGENÈSE

Le fonctionnement de l'apex caulinaire domine toute la vie de la plante : après formation de la rosette de feuilles, sa transformation aboutit à l'élaboration d'une inflorescence complexe : cyme de capitules.

Les conditions de cette évolution restent assez mal connues. A. BONNET a étudié l'effet de la vernalisation sur les graines germées. E. POCHARD a montré, sur des plants issus de semis, l'effet inducteur de l'hiver et étudié l'action de la gibbérelline. Le comportement des œilletons, généralement prélevés sur une souche ayant produit depuis peu, semble beaucoup plus complexe.

L'organogenèse florale a été plus particulièrement suivie sur *Violet de Provence VP 106*, grâce à des prélèvements réguliers sur lesquels nous avons pratiqué des coupes en séries. Le repérage chronologique suit les stades phénologiques établis par E. POCHARD.

1. *Les stades phénologiques du capitule et l'organogenèse de la fleur*

a) *Stade A.* — Complètement enveloppé des feuilles de la hampe encore très courte, le capitule est perceptible, au toucher, au fond de la rosette.

La surface du réceptacle est tapissée de grosses cellules parallélipipédiques se divisant activement. Des bourgeons subcylindriques apparaissent d'abord à la périphérie, puis en une dizaine de jours couvrent tout le réceptacle. A la fin du stade A, les premiers bourgeons portent cinq mamelons, ébauches des sépales. A l'intérieur de la coupe ainsi formée pointent ensuite les ébauches des cinq pétales (fig. 1).

Entre les fleurs de nombreuses petites protubérances figurent les futures paillettes.

b) *Stade B.* — La croissance de la hampe et le déploiement de ses feuilles font apparaître le capitule au centre de la rosette.

Sur le réceptacle très élargi et concave, les bourgeons floraux sont tous individualisés. Les pétales se recourbent en capuchon et se soudent par leur base, tandis que le sommet du massif ovarien d'abord plat s'invagine lentement (fig. 2). Sur les bords de cette cavité surgissent cinq nouveaux mamelons, les futures étamines. A la fin du stade B la locule ovarienne est close, sa partie supérieure s'accroît pour former le style et le stigmate. La « gymnospermie temporaire » signalée par LAVIALLE dans les genres *Sonchus* et *Centaurea* n'a jamais été observée ici.

c) *Stade C.* — Le capitule de premier ordre est parfaitement dégagé de la rosette, les fleurs atteignent 4 millimètres en périphérie et moins de 2 au centre.

L'ovule est implanté à l'aisselle du carpelle antérieur. Ce massif d'environ 150 μ n'est pas encore différencié ; seule la région sous-chalazienne, encore proche du funicule à peine esquissé, présente une forte activité mitotique. A la base du style un bourrelet ébauche déjà les futures nectaires. Le tissu conducteur est bien visible. La face inférieure du stigmate commence à se garnir de poils vésiculeux.

Le filet de l'étamine est court, environ un dixième de la longueur totale. Les loges (fig. 3) très volumineuses, contiennent des cellules mères de microspores à noyau volumineux et nucléoles très chromophiles. Des diades peuvent être repérées à la fin de ce stade.

Le stade C est, pour ce qui nous intéresse, caractérisé essentiellement par l'apparition des cellules-mères de microspores puis par leur méïose.

d) *Stade D.* — Le capitule « aîné » est au stade optimum de récolte, son diamètre pour les *Violet de Provence* oscille entre 60 à 90 millimètres. Les bractées ne divergent pas encore. La longueur des fleurs est d'environ 5 millimètres au début du stade D. L'ovule amorce son basculement. Le tégument externe est très épais surtout du côté opposé au funicule. La cellule mère de macrospore est nettement visible sur la figure 4. Elle grossit rapidement et subit la méïose à la fin du stade D. Le style et les nectaires ont acquis leur structure définitive (fig. 5). Dès le début de ce stade le pollen est en tétrade. Très rapidement l'exine s'épaissit et les trois pores deviennent bien visibles.

Le stade D est marqué par l'apparition de la cellule-mère de macrospores puis par sa méïose.

e) *Stade E.* — Les bractées extérieures divergent, le réceptacle de concave devient plan, les fleurs centrales peuvent atteindre 20 millimètres.

Le micropyle très étroit, sinueux et long (150 μ) débouche sur le futur sac à travers une nouvelle assise de très grosses cellules à parois épaisses, à cytoplasme très dense et noyau peu visible. L'assise « lytique » nommée « nutritive jacket » par les auteurs anglo-saxons dérive du tégument interne qui disparaît à la fin du stade D. Nous verrons plus loin que son fonctionnement et l'activité de l'ovule sont intimement liés.

Dans certaines fleurs périphériques la cellule chalazienne de la tétrade commence à s'assurer la prépondérance (fig. 6).

Les deux branches stigmatiques sont désormais soudées, leur base porte une couronne de poils épidermiques denses et longs.

Le tapis des anthères est complètement désorganisé. L'exine du grain de pollen commence à se couvrir de courtes échinules.

Le stade E est surtout caractérisé par :

l'allongement très rapide des connectifs : filet des étamines et style,

l'organisation d'un ensemble cellulaire à vocation trophique, assise lytique, permettant la croissance accélérée du sac embryonnaire qui va quadrupler de longueur en quinze jours.

f) *Stade F.* — Les bractées scarieuses centrales apparaissent.

La cellule chalazienne achève de s'assurer la prédominance. Tandis que les trois autres cellules se désorganisent pour former un obturateur à l'entrée du micropyle, elle se divise rapidement pour donner un sac embryonnaire octonucléé.

L'assise lytique est à l'origine de la résorption totale du nucelle dès la fin de ce

stade. Désormais en contact direct, sac puis embryon et assise lytique croîtront ou cesseront de se développer ensemble. Dans le premier cas l'assise digestive attaquera toujours un peu plus le volumineux tégument externe qu'elle finira par réduire presque complètement, fournissant au sac embryonnaire les éléments indispensables à sa croissance.

Les parois des sacs polliniques deviennent très fragiles. Le pollen atteint sa taille définitive, mais nous avons observé presque constamment des grains plus petits (30 à 40 μ), la coloration de ces derniers par le carmin est bonne, nous ignorons s'ils peuvent devenir fonctionnels.

g) *Stade G.* — Les paillettes apparaissent dans le vide laissé par la divergence des bractées centrales, les fleurs périphériques éclosent.

2. *Conclusions quant à l'organogenèse*

Les observations ci-dessus montrent un asynchronisme du développement des éléments sexuels résumé dans le tableau I.

Bien que micro- et macrosporophylle apparaîssent à peu de jours d'intervalle, l'élément sexuel femelle ne cesse d'accentuer son retard : cinq à six jours à la méïose, et dix à quinze jours au stade prothalle.

TABLEAU I

Asynchronisme du développement des éléments sexuels

Stades du capitule	Temps en jours	Éléments ♂	Éléments ♀	Retard en jours éléments ♀
A				
	7			
B		microsporophylle		
			macrosporophylle	2
	8	microsporange		
C		cellule mère de microspore		
			macrosporange	4
	8			
		méïose	cellule-mère	
D		microspore	de macrospore	5-6
	5	prothalle	méïose	5
E			macrospore	6
	18			
			prothalle	10-15
F				

II. — DE L'ÉCLOSION A LA POLLINISATION : RECHERCHES SUR L'AUTOGAMIE ET L'ALLOGAMIE

1. *Étapes de la floraison : aspects morphologiques et conséquences sur le mode de pollinisation*

a) *Étapes.*

L'observation attentive de la floraison a d'abord été faite sur la variété *Violetto di Toscana* puis étendue à d'autres.

Nous avons distingué quatre étapes : apparition des fleurs hors de l'involucre, éclosion de la corolle, décollement partiel des stigmates, flétrissement.

L'émergence des fleurs a lieu surtout la nuit et en début de matinée, elle dure douze à quinze heures, quelle que soit la position des fleurs sur le réceptacle. Pour l'ensemble du capitule, le mouvement, centripète, est d'abord lent : 15 p. 100 des fleurs en trente-six heures, puis plus rapide : la totalité des fleurs apparaît en quatre jours.

L'éclosion a lieu dans la journée, surtout de dix à treize heures semble-t-il. Le style continue à pousser les stigmates hors de la couronne staminale pendant près de vingt-quatre heures.

Quatre à cinq jours plus tard les faces internes des stigmates se décollent légèrement le long de leur ligne de suture montrant ce que nous avons nommé des « lèvres stigmatiques ». Les fleurs flétrissent environ quatre jours après.

Au temps près, cette évolution est transposable à toutes les variétés de notre collection. Le plus souvent il se passe de neuf à onze jours entre l'éclosion du premier fleuron et la fanaison du dernier, mais certaines variétés comme *Ogni-mese* évoluent bien plus lentement.

Le temps écoulé entre l'éclosion du fleuron et le décollement des stigmates est assez constant pour une variété mais diffère notablement entre celles-ci. Ainsi les « lèvres » sont visibles très rapidement chez *Camus* et *Violetto di Toscana* (quatre à cinq jours) plus tardivement chez *Blanc hyérois, Empolèse, Campagnano, Castellamare* et *Violet du Gapeau* (cinq à six jours), très tardivement chez *Liscio-Sardo precossissimo* et *Ogni-mese* (sept à huit jours). Le temps écoulé entre le décollement stigmatique et la fanaison varie bien plus selon le capitule et même la fleur, en relation semble-t-il avec la fécondation.

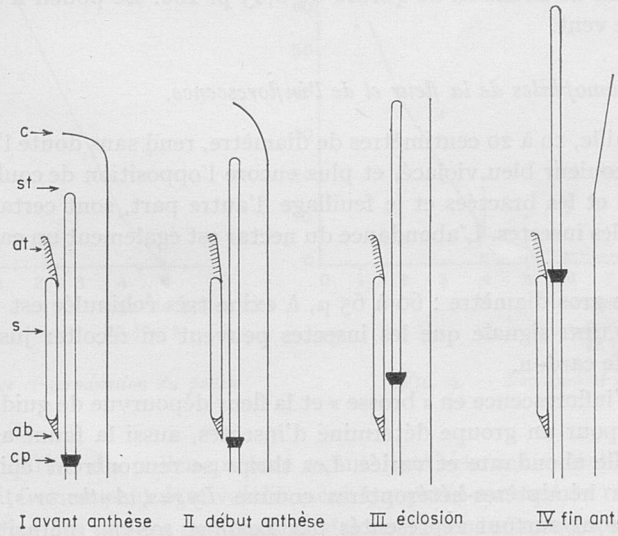


FIG. 7. — *Positions relatives des étamines, du stigmate et de la corolle au cours de la floraison*

c : corolle st : stigmate s : sac pollinique at : appendice stérile terminal

ab : appendice stérile basal cp : couronne poilue de la base du stigmate.

b) *Forme et position relative des étamines et du stigmate durant l'anthèse.*

Les cinq anthères uni-cohérentes mais non acrescentes sont coiffées à leur extrémité distale d'un appendice sagitté stérile et portent à l'extrémité proximale deux languettes ornementées. Les deux stigmates soudés par leurs faces supérieures forment une longue colonne charnue garnie de poils vésiculeux et munie, à la base, d'une couronne de poils raides. La figure 7 montre que le déplacement du stigmate dans la couronne staminale tout au long de l'anthèse permet :

— un contact aussi long que possible entre stigmate et anthère à déhiscence introrse,

— une extraction quasi complète du pollen.

L'interprétation du dispositif est délicate, car s'il semble de prime abord favorable à l'autopollinisation, il peut également être un véritable « présentoir à pollen » propice à l'allogamie.

c) *Dispersion du pollen.*

Sous certaines conditions, étudiées plus loin, l'autofécondation est réalisable, il n'y a donc pas auto-incompatibilité. Les capitules isolés sous des sacs de papier kraft ne donnent pas de graines, le transport de pollen d'une fleur à l'autre est donc indispensable à la fécondation.

Durant trois années consécutives, des inflorescences ont été isolées avec des sacs à mailles suffisamment larges pour laisser l'air et le pollen pénétrer librement mais assez petites pour éviter l'entrée des insectes ; nous n'avons effectué aucune autre manipulation. Nous avons récolté cinquante-six akènes sur quatre-vingt-treize capitules, soit un taux de nouaison de l'ordre de 0,05 p. 100. Le pollen n'est donc pas transporté par le vent.

d) *Caractères entomophiles de la fleur et de l'inflorescence.*

Sa grande taille, 10 à 20 centimètres de diamètre, rend sans doute l'inflorescence très visible. La couleur bleu violacé, et plus encore l'opposition de couleur entre les fleurs d'une part et les bractées et le feuillage d'autre part, sont certainement très attractives pour les insectes. L'abondance du nectar est également un caractère entomophile.

Le pollen de gros diamètre : 60 à 65 µ, à exine très échinulée est typiquement entomophile. BALDINI signale que les insectes peuvent en récolter jusqu'à 400 mg sur un capitule de cardon.

Cependant l'inflorescence en « brosse » et la fleur dépourvue de guide ne sont pas plus attractives pour un groupe déterminé d'insectes, aussi la faune anthophile de l'Artichaut est-elle abondante et variée. Les thrips se rencontrent épisodiquement ainsi que divers hémiptères-hétéroptères comme *Lygus*, *Anthocoris*, *Brachysteles*. Les coléoptères sont surtout représentés par *Larinus scolymi* parasite redoutable du capitule et par diverses cétoines. Les lépidoptères diurnes ne visitent pas les fleurs de l'Artichaut. Les diptères sont rares sauf *Terellia fusicornis* ravageur de l'inflorescence, abondant de fin juin à octobre. Par contre, on voit autour et sur les capitules

épanouis une foule d'hyménoptères parmi lesquels on compte des *Eriades*, des *Halictus* et même des *Bombus*. A la Station de Montfavet l'abeille domestique est de loin la plus fréquente à cause des ruchers voisins ; elle est sans nul doute le pollinisateur principal.

2. *Recherches sur la chronologie sexuelle*

a) *Faculté germinative du pollen.*

Jusqu'à présent tous nos essais de germination *in vitro* ont échoué malgré la diversité des techniques utilisées. Aussi avons-nous expérimenté sur les fleurs « en place ».

Longévité du pollen dans la nature.

Nous avons effectué d'assez nombreux essais, deux semblent plus particulièrement démonstratifs.

Sur les stigmates estimés réceptifs de cinq capitules de *Camus de Bretagne* nous avons déposé de l'allopollen récolté un jour avant l'anthèse, le jour de l'anthèse, un, trois et demi, quatre jours et demi après. Six heures après la pollinisation nous avons prélevé vingt stigmates par capitule et compté les tubes de plus de 65 μ. La figure 8 résume les résultats : le pollen est apte à germer au moins vingt-quatre heures avant l'éclosion des fleurs. Cette faculté est perdue au bout de quatre à cinq jours. La

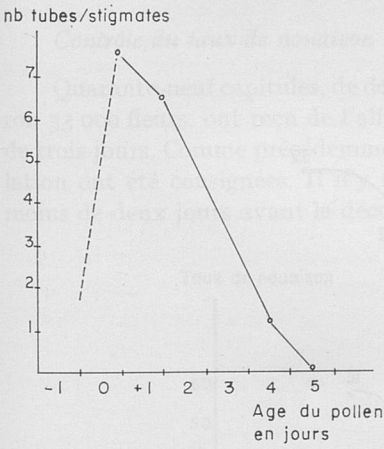


FIG. 8. — *Age et germination du pollen*

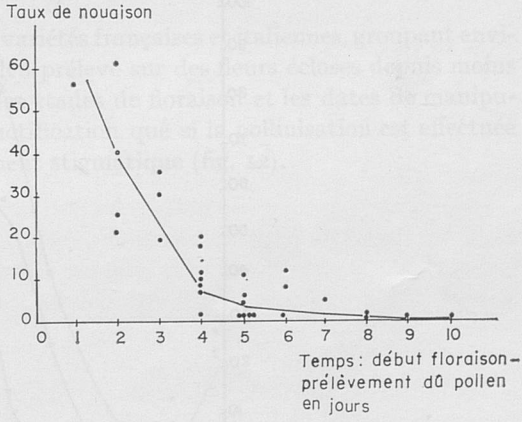


FIG. 9. — *Nouaison et âge du pollen*

faculté germinative du pollen prélevé avant l'anthèse a été établie sur une trop petite quantité et ne peut être valablement comparée aux autres résultats.

La notation des stades de floraison, des opérations effectuées, et le contrôle des taux de nouaison réalisés au cours de la campagne de croisements 1965 permet de juger non plus la faculté germinative du pollen mais son efficacité (fig. 9).

Les deux modes de contrôle donnent des résultats analogues.

Effet du froid sur la longévité du pollen.

Nous avons tenté le stockage du pollen en récipients ouverts, dans une armoire frigorifique maintenue entre + 2° et + 4°C. Toutes les pollinisations effectuées montrent que l'on peut par ce procédé rudimentaire prolonger l'activité du pollen de trois à quatre jours, ce qui est suffisant pour les travaux courants.

b) *Réceptivité du stigmate.*

Elle a été contrôlée par deux méthodes : examen des tubes polliniques dans le stigmate, calcul du taux de nouaison après pollinisation libre ou allopollinisation manuelle.

Examen des stigmates en pollinisation libre.

Chaque jour nous avons noté la progression de la floraison et prélevé pour examen douze stigmates de fleurs périphériques sur quatre capitules de descendants de *Camus*. Le pollen est récolté par les insectes au fur et à mesure de son apparition, mais toutes les fleurs n'en sont pas moins activement visitées jusqu'à leur fanaison. Plusieurs plantes fleurissant simultanément dans la parcelle, nous pouvons admettre, en première approximation, le renouvellement journalier de la pollinisation. La figure 10 montre que le décollement stigmatique se produit cinq à sept jours après l'éclosion; le pollen ne commence à germer que vingt-quatre à soixante-douze heures plus tard.

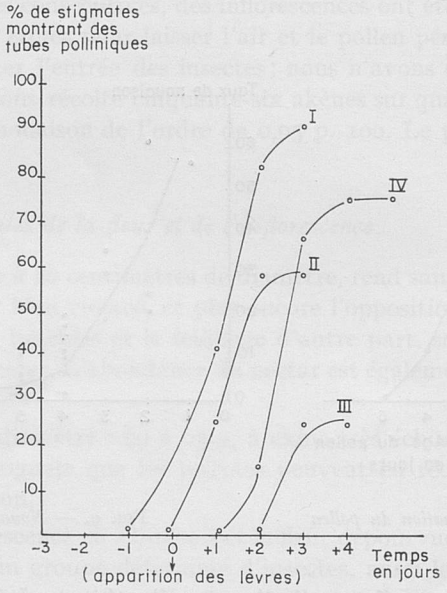


FIG. 10. — *Réceptivité du stigmate contrôlée par la germination du pollen*

Calcul du taux de nouaison après pollinisation libre.

Nous avons isolé un certain nombre de capitules de descendants de *Camus* ne les découvrant, pendant quarante-huit heures, qu'à des moments déterminés. Après contrôle de la nouaison et regroupement des données par rapport au jour d'appa-

rition des lèvres stigmatiques nous avons pu dresser la figure 11. Comme dans l'expérience précédente le stigmate n'est pas réceptif avant son décollement partiel, et cesse de l'être trois à quatre jours plus tard.

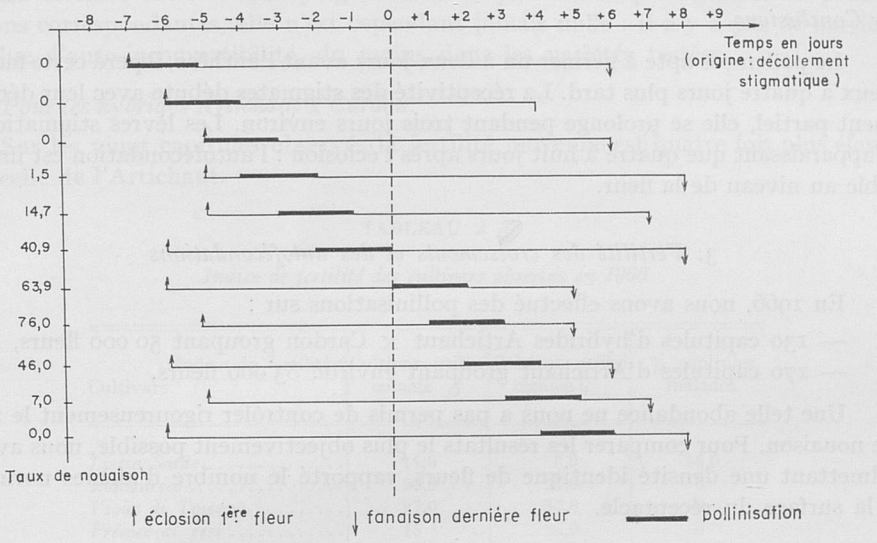


FIG. 11. — *Déroulement de la floraison, pollinisation et nouaison*

Contrôle du taux de nouaison après allopollinisation manuelle.

Quarante-neuf capitules, de douze variétés françaises et italiennes, groupant environ 33 000 fleurs, ont reçu de l'allopollen prélevé sur des fleurs écloses depuis moins de trois jours. Comme précédemment les stades de floraison et les dates de manipulation ont été consignées. Il n'y a fructification que si la pollinisation est effectuée moins de deux jours avant le décollement stigmatique (fig. 12).

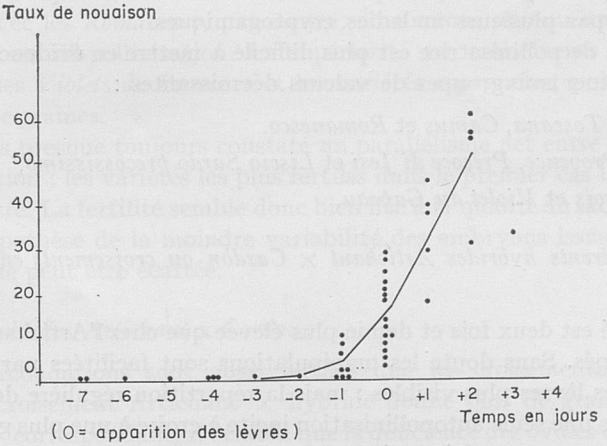


FIG. 12. — *Nouaison et réceptivité du stigmate en allopollinisation manuelle*

Nous avons relevé six cas aberrants, non portés sur le graphique, la variété *Violet du Gapeau* en fournit quatre et nous pensons pouvoir imputer l'échec à un défaut maternel, deux cas ne peuvent être expliqués.

c) *Conclusions.*

Le pollen est apte à germer un à deux jours avant l'anthèse, il perd cette faculté deux à quatre jours plus tard. La réceptivité des stigmates débute avec leur décollement partiel, elle se prolonge pendant trois jours environ. Les lèvres stigmatiques, n'apparaîssant que quatre à huit jours après l'éclosion : l'autofécondation est impossible au niveau de la fleur.

3. *Fertilité des croisements et des autofécondations*

En 1966, nous avons effectué des pollinisations sur :

— 130 capitules d'hybrides Artichaut × Cardon groupant 50 000 fleurs,

— 170 capitules d'Artichaut groupant environ 83 000 fleurs.

Une telle abondance ne nous a pas permis de contrôler rigoureusement le taux de nouaison. Pour comparer les résultats le plus objectivement possible, nous avons, admettant une densité identique de fleurs, rapporté le nombre d'akènes normaux à la surface du réceptacle.

a) *Fertilité des croisements.*

Entre différentes variétés d'Artichaut.

Le tableau 2 permet de juger approximativement la valeur des géniteurs ♀ et ♂ dans les combinaisons testées.

Violetto di Toscana, Precoce di Jesi, Romanesco et *Camus* peuvent être considérées comme de bonnes femelles : les lèvres stigmatiques sont aisément repérables.

Violet de Provence, Liscio Sardo precossissimo, Blanc hyérois, Violet du Gapeau et les variétés espagnoles sont de mauvaises femelles : le stade de réceptivité du stigmate est presque toujours difficile à déterminer. En outre les capitules sont fréquemment atteints par plusieurs maladies cryptogamiques.

La qualité de pollinisatrice est plus difficile à mettre en évidence, nous pensons pouvoir constituer trois groupes de valeurs décroissantes :

Violetto di Toscana, Camus et *Romanesco.*

Violet de Provence, Précoce di Jesi et *Liscio Sardo precossissimo,*

Blanc hyérois et *Violet du Gapeau.*

Entre différents hybrides Artichaut × Cardon ou croisements en retour hybrides × Artichaut.

La fertilité est deux fois et demie plus élevée que chez l'Artichaut. Les résultats sont plus groupés. Sans doute les manipulations sont facilitées par un pollen plus abondant et des lèvres plus visibles : mais la répartition régulière des akènes sur le réceptacle après une seule autopollinisation incite à croire à une plus grande longévité du pollen ou à une protandrie moins marquée.

b) *Fertilité des autofécondations.*

Pour les différentes variétés d'Artichaut.

La fertilité varie beaucoup ; généralement plus faible que celle des allopollinisations correspondantes, elle n'est cependant jamais nulle : il n'y a pas de barrière absolue d'auto-incompatibilité, du moins dans les variétés testées.

Pour les hybrides Artichaut x *Cardon.*

Sur les vingt capitules observés la fertilité moyenne est quatre fois plus élevée que celle de l'Artichaut.

TABLEAU 2

Indice de fertilité des cultivars observés en 1966

Indice de fertilité→ Cultivars ↓	Cultivar utilisé comme ♂	Cultivar utilisé comme ♀	% capitules malades
Liscio Sardo	14,0	8,0	16,0
Romanesco	20,0	24,0	0
Violet di Toscana	27,0	37,0	0
Précoce di Jesi	15	26,0	0
Violet de Provence	18,0	9,0	17,0
Violet du Gapeau	9,0	2,0	35,0
Blanc hyérois	5,0	6,0	12,0
Camus	21,0	21,0	7,0
Tudela	7,0	3,0	5,0

c) *Comparaisons des allofécondations et autofécondations.*

Pour les variétés d'Artichaut.

Les autofécondations de *Camus* semblent pratiquement aussi fertiles que les croisements. Avec les *Romanesco,* par contre, nous avons obtenu une fois et demie plus de graines en allopollinisation. La supériorité des croisements est encore plus évidente pour les *Violets de Provence* et les variétés espagnoles, puisqu'ils donnent trois fois plus de graines.

Nous avons presque toujours constaté un parallélisme net entre allofécondation et autofécondation : les variétés les plus fertiles dans le premier cas le sont généralement dans l'autre. La fertilité semble donc bien liée à la qualité du sac embryonnaire, cependant l'hypothèse de la moindre variabilité des embryons issus de fleurs autofécondées (I_1) ne peut être écartée.

Pour les hybrides Artichaut x *Cardon.*

Les autofécondations sont aussi fertiles que les croisements. seize fois sur vingt-deux le croisement Artichaut × hybride donne plus de graines que le croisement inverse correspondant, il semble que la déficience des ovules d'Artichaut soit en cause.

d) *Enseignements tirés de l'observation des fécondations libres.*

Soixante treize capitules de différentes variétés d'Artichaut ont été observés en pollinisation libre, pour vingt-quatre d'entre eux le taux de nouaison est inférieur à 20 p. 100, pour les autres il est en moyenne de 55 p. 100. La disposition dans le champ et le déroulement des floraisons ont, pensons-nous, assuré des conditions proches de la panmixie. Chaque fois que cela a été possible nous avons comparé la fertilité en pollinisation libre à celle de croisements manuels. Les valeurs sont incontestablement liées ($r = + 0{,}802$). De nouveau nous sommes obligés d'admettre la possibilité de défauts maternels affectant plus ou moins gravement la fertilité. C'est le cas, pensons-nous, des *Violet du Gapeau, Violet de Provence, Tudela, Blanc hyérois*; les trois premiers ont des affinités phylogénétiques certaines.

e) *Conclusions.*

Il n'y a pas de barrière absolue d'auto-incompatibilité. La protandrie, plus ou moins accentuée selon les variétés, interdit l'autogamie au niveau de la fleur, mais ne l'exclut pas au niveau de l'inflorescence : gitonogamie. La fertilité est souvent assez faible quel que soit le mode de pollinisation ; nous attribuons cette faiblesse à un défaut maternel se manifestant peu avant la fécondation.

4. *Recherche du taux d'allogamie naturelle et du taux d'autogamie dans les croisements*

Ces données peuvent se révéler essentielles pour la simplification des techniques de production de graines.

a) *Recherche du taux d'allogamie naturelle.*

Très tôt, nous avons repéré dans certaines descendances issues de fécondations libres des plantes à « faciès Cardon » : feuillage ample, hampe florale haute et très ramifiée, capitules petits et globuleux, bractées petites coriaces, et longuement acuminées. Par la suite nous avons constaté que cet aspect ne se rencontre jamais dans les descendances d'Artichaut issues d'autofécondations. La présence de plantes de type Cardon peut donc traduire la réalité de l'allogamie dans les conditions naturelles.

En 1965 et 1966, dix plantes d'Artichaut ont fleuri en même temps que de proches Cardons. 25 à 75 p. 100 de leurs descendances présentaient le faciès Cardon. Il s'agit du taux minimum d'allogamie puisque nous ne pouvons repérer les croisements entre Artichauts. Dans la nature du fait de la protandrie et de l'activité des insectes qui récoltent le pollen bien avant la réceptivité du stigmate l'allogamie est très certainement dominante. La fabrication d'éventuelles semences hybrides F_1 peut s'en trouver facilitée.

b) *Recherche du taux d'autogamie dans les croisements effectués sans castration préalable.*

Les descendants de croisements Artichaut × Cardon ne présentant aucun caractère de ce dernier sont issus d'autofécondations. L'observation de huit croisements comprenant chacun environ cinquante plants, nous a montré trois descendances entièrement proches du Cardon, 90 à 95 p. 100 des plantes des cinq autres présentent un faciès Cardon accusé. Ces résultats justifient au moins dans un premier temps la non castration préalable aux croisements.

III. — LA FÉCONDATION ET LE DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON

Toutes les conditions favorables étant réunies la germination du pollen débute très rapidement : sans doute moins de trois heures après son dépôt sur le stigmate. Les gamètes fusionnent dix-huit à vingt-quatre heures après la pollinisation. Œuf et albumen se divisent activement, le second tapisse tout l'intérieur de l'assise lytique en douze heures, le premier devient une masse pyriforme d'environ 60 μ en trois jours. Trente à trente-cinq jours après la fécondation l'embryon occupe toute la cavité ovarienne. En cinquante jours l'akène est mûr, il est apte à germer immédiatement.

Même lorsque la floraison se déroule dans de bonnes conditions il est rare que plus de 70 p. 100 des akènes nouent. Quinze jours après la fanaison des stigmates alors que la plupart des fruits présentent des téguments beige clair fortement lignifiés, on rencontre de petits akènes blanchâtres dont les dimensions atteignent à peine les trois-quart des précédents. Par la suite ces fruits perdent leur turgescence, se fripent et brunissent. Cet avortement précoce semble dû soit à la faillite tardive de la macrosporogenèse soit à un défaut de fécondation.

Bien plus tard des embryons jusque-là normalement constitués cessent de croître, il y a sans doute concurrence trophique entre les fruits.

Certaines variétés telles *Violet de Provence* et *Blanc hyérois* sont apparemment plus sujettes à ces accidents.

IV. — APPLICATION A LA PRODUCTION DE GRAINES

1. *Culture des porte-graines*

En Provence il convient d'obtenir la floraison en juin-juillet, Si le porte-graines est obtenu par voie sexuée, le semis est effectué vers le 15 août en godet. les jeunes plants sont mis en place début septembre dans un lieu abrité. Si le semis ne peut être effectué à cette date il est nécessaire d'élever les plants en châssis froids pendant l'hiver et de les planter au champ vers le 15 mars.

Si le porte-graines est multiplié végétativement la plantation des œilletons doit être effectuée vers le 15 août. La culture des plants ne demande aucune technique particulière, on veillera seulement à modérer les irrigations après la floraison.

2. *Protection contre les ravageurs*

La production de graines peut être très affectée par deux ravageurs *Terellia fusicornis* et *Larinus scolymi*, et par plusieurs champignons.

Terellia fusicornis (LOEW) est d'après V. LABEYRIE inféodée à l'Artichaut. Dans notre région les adultes volent et pondent à partir de juin. Il n'est pas rare de trouver une dizaine de larves dévorant les jeunes ovaires et les paraphyses d'un capitule. L'ensachage des inflorescences au stade C assure une protection suffisante. Dans

le cas de production de graines en plein champ il faut pulvériser à plusieurs reprises au cours de l'été l'un des insecticides suivants : HCH, Trichlorfon, Parathion, Dieldrin.

Les adultes de *Larinus scolymi* apparaissent généralement plus tard que ceux des mouches ; les dégâts sont de même nature. L'ensachage précoce, ou la pulvérisation répétée de HCH assure une bonne protection. Outre leurs dégâts propres ces deux ravageurs amènent souvent la pourriture de l'inflorescence.

Botrytis cinerea peut provoquer des dégâts importants surtout sous sac de papier. Fréquemment les capitules de *Violet de Provence*, de *Liscio Sardo* et de *Tudela*, se dessèchent à cause du *Verticillium dalhiae* qui peut pénétrer jusque dans le réceptacle. Nous sommes actuellement démunis contre ce parasite très redoutable à Montfavet.

3. *Techniques de production de graines*

a) *Auto et allopollinisations manuelles.*

Techniques communes aux deux méthodes.

Choix du capitule : l'ordre du capitule importe peu pourvu qu'il soit sain, on évitera par conséquent d'utiliser les inflorescences de troisième ordre parce que plus sensibles au dessèchement prématuré.

Préparation du capitule : les bractées extérieures sont supprimées aux ciseaux.

L'ensachage, outre l'isolement, assure une protection contre les ravageurs. A la Station de Montfavet nous l'effectuons au stade C-D. Nous utilisons des sacs de 24 × 40 cm en tissu de nylon à maille de 0,5 mm. Ils sont laissés en place jusqu'à la récolte.

Récolte et conservation du pollen : nous utilisons des brosses à peinture à poils raides, et des cupules de verre de 60 mm de diamètre pour recueillir le pollen. Le capitule est incliné autant que possible et les stigmates énergiquement brossés au-dessus de la cupule ; les pertes de pollen sont cependant assez importantes. Cette opération est renouvelée trois fois au cours de la floraison. Si besoin est, les récipients peuvent être stockés pendant trois ou quatre jours dans une armoire frigorifique maintenue à + 3° + 4°C. Le pollen étant très glutineux les brosses doivent être très soigneusement lavées à l'alcool.

Pollinisation au pinceau : la première est effectuée vingt-quatre heures après l'apparition des lèvres stigmatiques sur les fleurs périphériques, à l'aide de pinceaux à gouache n° 16, à poils souples. Nous réalisons généralement trois pollinisations à quarante-huit heures d'intervalle.

Techniques propres aux croisements : la castration.

Nous avons vu que les risques d'autofécondations accidentelles sont limités. Si on récolte le pollen des inflorescences utilisées comme femelle, la castration rigoureuse n'est pas nécessaire pour la plupart des variétés. Toutefois elle peut se révéler indispensable pour les hybrides Artichaut x Cardon. La densité de l'inflorescence interdit la castration mécanique, l'emploi de gamétocide semble aléatoire, le lavage à l'eau des stigmates peut être efficace.

b) *Utilisation des abeilles sous abris grillagés pour l'obtention de nombreuses graines en autofécondation stricte.*

Ces abris ont un volume approximatif de 6 m³ et peuvent contenir six plantes. L'ossature en fer rond de 5 mm porte une housse de treillis de nylon à maille de 0,5 mm, la face supérieure que l'on aperçoit sur la figure 13 est faite d'une toile à bâche de couleur sombre. Les abris sont disposés sur les plantes à isoler au stade C. Une petite ruchette de 1 500 abeilles est introduite au début de la floraison, elle y demeure de quinze jours à trois semaines. On assure leur approvisionnement en eau. L'activité des abeilles est généralement bonne et le taux de nouaison est comparable à celui obtenu par pollinisation manuelle. Bien conduite l'opération doit pouvoir fournir au moins 5 000 graines par cage.

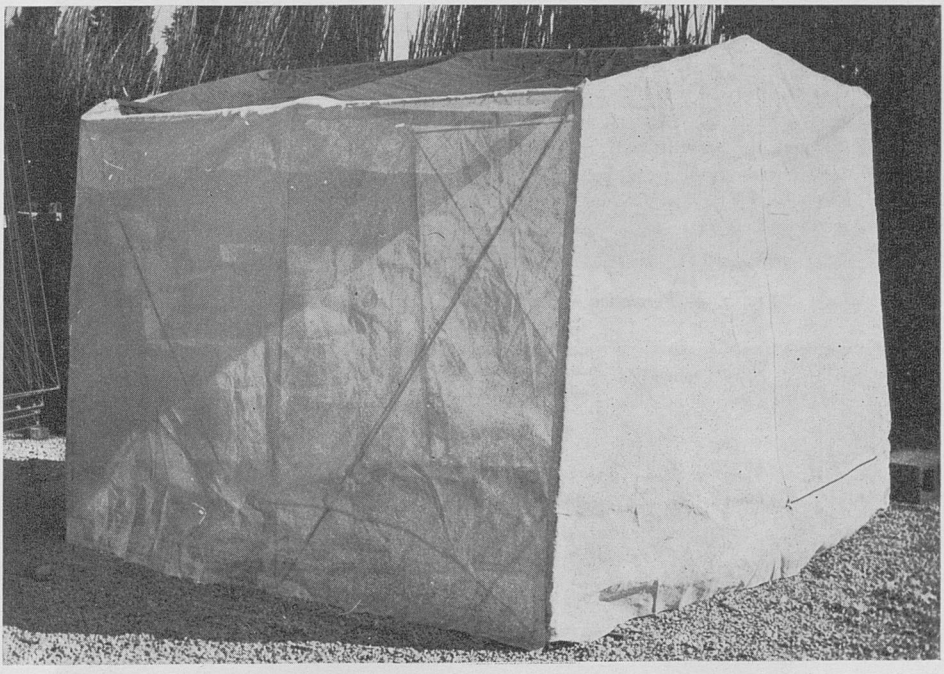


FIG. 13. — *Cage d'isolement*

Sous réserve d'une surveillance attentive des floraisons cette technique doit pouvoir être étendue à la production de graines hybrides, puisque nous avons vu que l'allogamie prédomine en pollinisation libre. Il est possible que dans l'avenir, grâce à un isolement convenable et à l'utilisation judicieuse de ruches, on puisse travailler en plein air.

c) *Récolte, conservation, battage.*

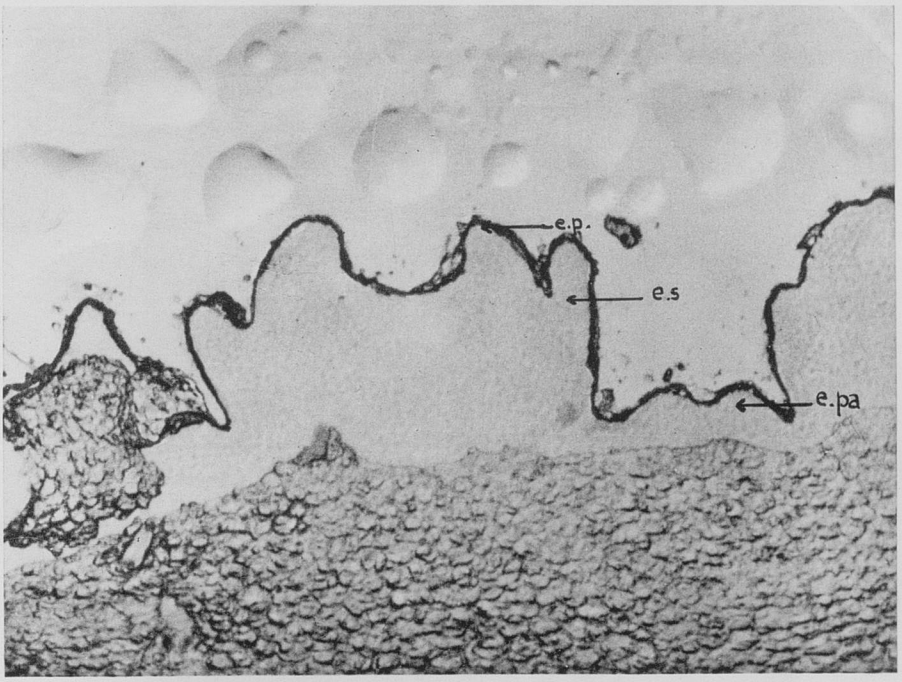
Nous avons vu que la croissance de l'embryon cesse environ trente-cinq jours après la floraison. Il nous paraît cependant judicieux de ne cueillir les capitules qu'une dizaine de jours plus tard, pour que le début de dessiccation de l'akène se produise sur pied.

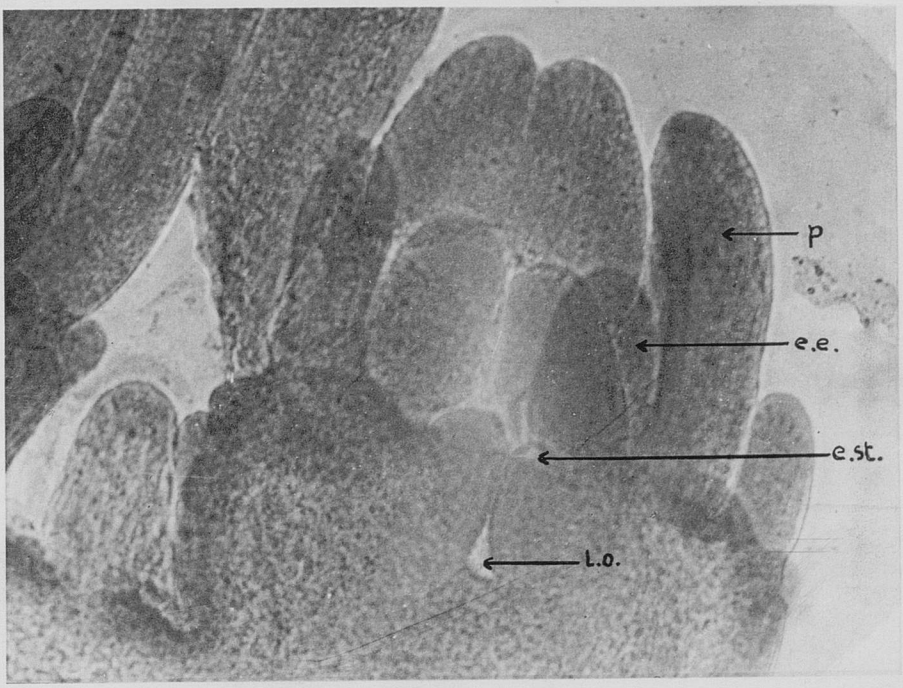
FIG. 1. — *Ébauches du calice et de la corolle stade A.*

e.p. = ébauche pétale,
e.s. = ébauche sépale,
e.pa. = ébauche paillette.

FIG. 2. — *Formation des étamines et de la cavité ovarienne stade B.*

p. = pétale,
e.e. = ébauche étamine,
e.st. = ébauche style,
l.o. = locule ovarienne.





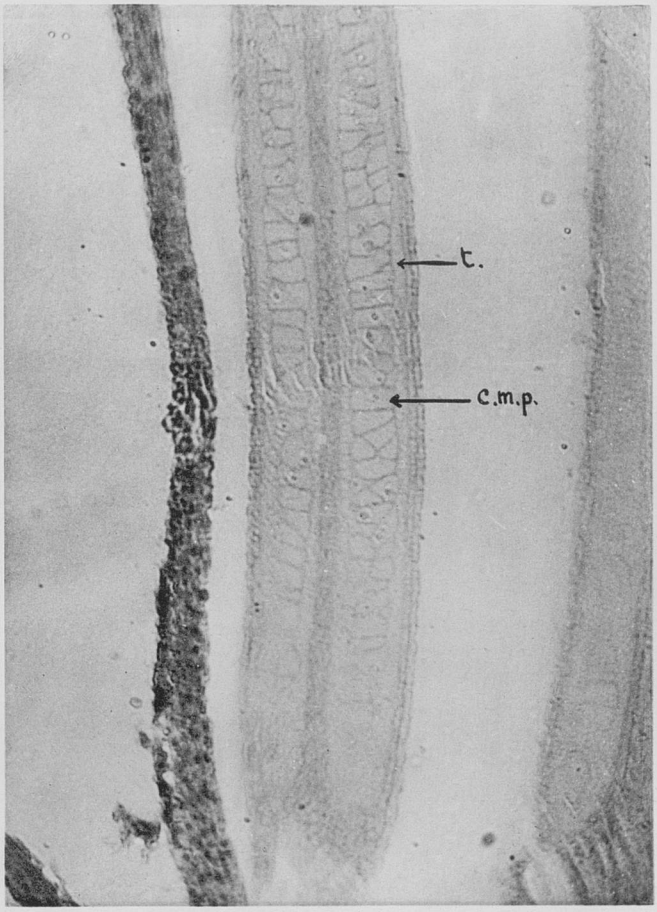
C. FOURY.

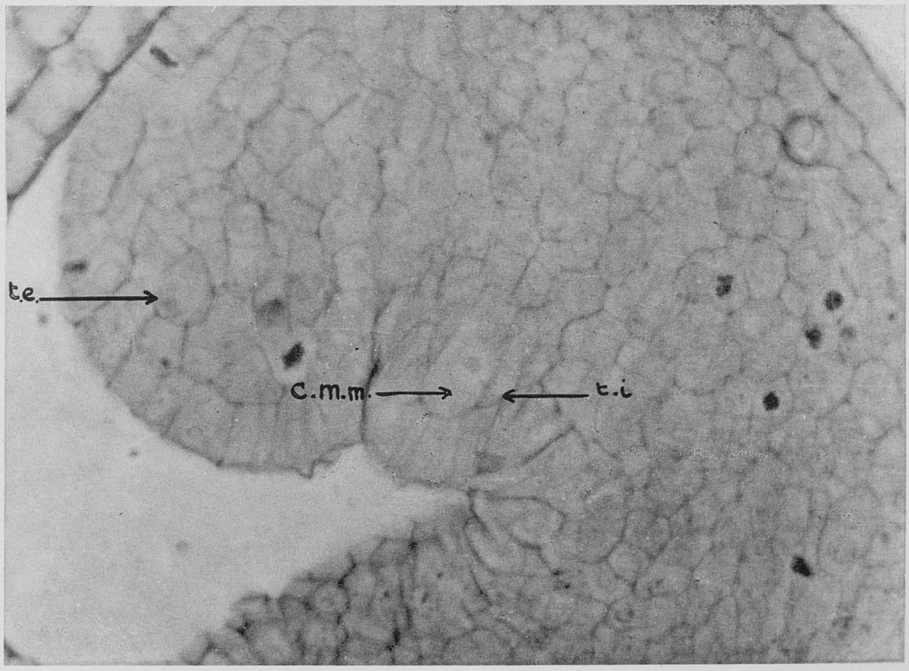
FIG. 3. — Cellules mères de grain de pollen stade C.

c. m. p. = cellule mère du grain de pollen,
t. = tapis.

FIG. 4. — Cellule mère de macrospore stade D.

t. e. = tégument externe,
t. i. = tégument interne,
c. m. m. = cellule mère de macrospore.





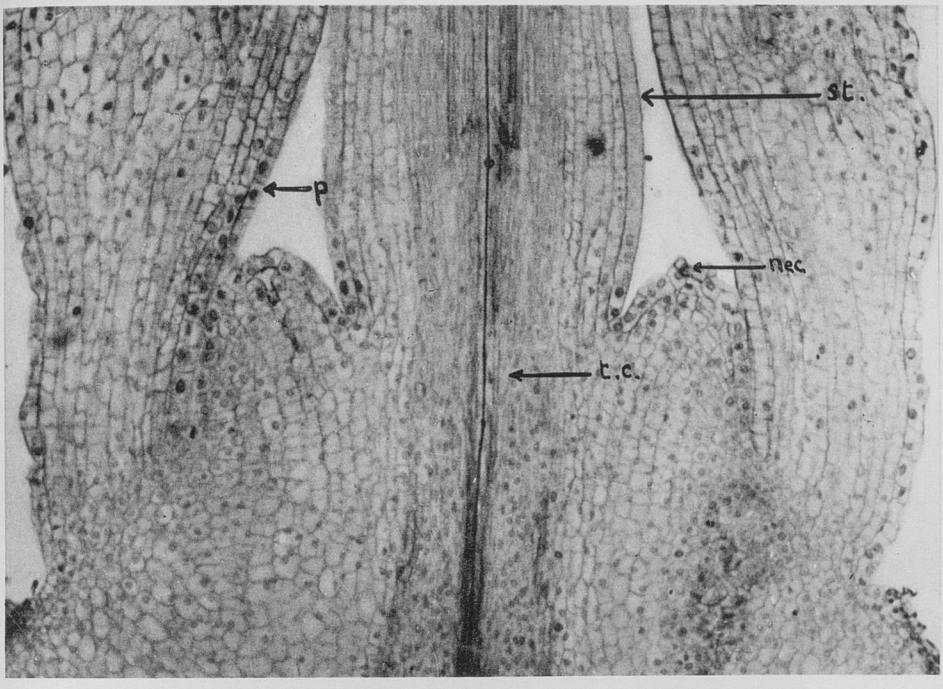
C. FOURY.

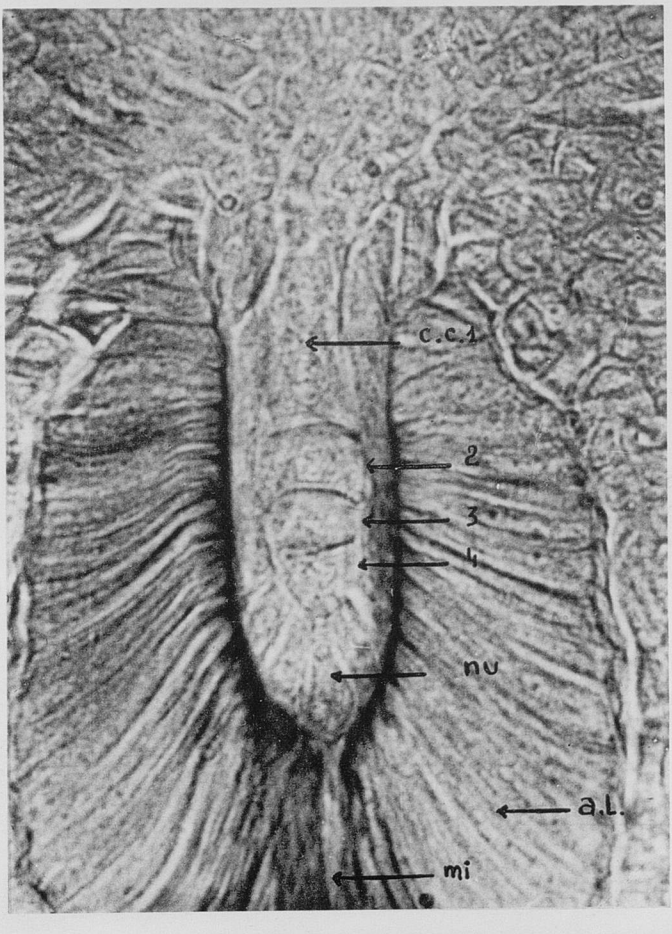
FIG. 5. — Structure du style et des nectaires stade D.

p = pétale,
st = style,
nec = nectaire,
t. c. = tissu conducteur.

FIG. 6. — Formation de la macrospore stade E.

1, 2, 3, 4 = tétrade,
cc = cellule chalazienne,
nu = nucelle,
a. l. = assise lytique,
mi = micropyle.





C. FOURY.

Les capitules peuvent être alors stockés, dans un grenier bien aéré, pendus par leur hampe et battus au fur et à mesure des possibilités. Le battage manuel est cependant plus facile lorsque la dessiccation de l'inflorescence n'est pas trop avancée.

Reçu pour publication en juin 1967.

SUMMARY

STUDY OF THE FLORAL BIOLOGY OF THE ARTICHOKE (« *Cynara scolymus* » L.) ; APPLICATION TO SELECTION

In order to develop a programme of selection by sexual means for the artichoke (*Cynara scolymus* L.), a study of the floral biology of this species was carried out at the Station d'Amélioration des Plantes maraîchères at Montfavet.

The floral primordia appear when the capitulum is still situated at the bottom of the leaf-rosette (stage A). The meiosis of the parent cells of microspores occurs when the flowers reach about 2 mm in length (stage C), and that of the macrospore takes place 5-6 days later (stage D).

The flowers open centripetally. In the course of its growth, the stigma takes with it a significant quantity of pollen immediately ready to germinate, but the stigma is only receptive 5-7 days later. Protandry is a total obstacle to self-fertilization, and insects are the exclusive agents of pollinisation. The centripetal unfolding of the flowers, the protandry and the activity of the insects permit gitonogamy in spite of the fairly short life of the pollen (4-5 days). Manual self-fertilizations carried out taking protandry into account are usually successful.

The fertility of the varieties seems to be a maternal characteristic.

Plants grown for seed are planted out before winter so that flowering can take place in June-July. Two pests can cause great damage, *Terallia fusicornis* (LOEW) and *Larinus scolymi*. The pollination is carried out manually, but bees may be used equally effectively.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONNET A., 1959. *Contribution à l'étude de l'Artichaut.* Thèse Ingénieur-Docteur, Fac. Sci. Toulouse, 72 p.

POCHARD E., CHAMBONNET D., 1964. Modifications de la croissance et du développement de l'Artichaut provoquées par la gibbérelline. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (2), 219-235.

LAVIALLE P., 1912. Recherche sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 9e série, **15**, 39-149.

BALDINI 1953. Recherche sulla biologia florale del Cardo. *Riv. ortofloro-frutticolt. Ital.* nº **1** et **2**, 61-101.

LABEYRIE V., 1957. Les insectes ravageurs de l'Artichaut. *Rapport présenté aux Journées maraîchères méridionales à Hyères.*

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4), 375-391.

DÉTERMINATION DES BESOINS EN FROID DES PÉPINS DE POMACÉES. INTERPRÉTATION DES COURBES DE GERMINATION

L. DECOURTYE et C. BRIAN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, de Viticulture et d'Œnologie, 49 - Angers
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'étude de la distribution cumulée en fonction du temps du nombre de pépins germés dans des lots ayant subi des expositions à basse température de différentes durées a permis de mettre en évidence l'influence de différents facteurs, génétiques ou extérieurs, sur la levée de dormance des pépins.

INTRODUCTION

Les pépins de Pommier et de Poirier, comme ceux de la plupart des Rosacées, doivent subir un certain temps l'action conjuguée du froid et de l'humidité pour pouvoir germer. Les praticiens connaissent depuis longtemps cette exigence : ils exposent aux conditions climatiques hivernales les graines disposées en couches alternées avec du sable humide — d'où le terme de « stratification » couramment employé. A la suite de ce traitement, les germinations sont généralement assez échelonnées lorsque les températures printanières s'élèvent, et le pourcentage de germination atteint est variable.

Dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique du Pommier, il était nécessaire d'obtenir une germination des pépins hybrides aussi groupée que possible à une date déterminée et avec un pourcentage élevé. Les essais entrepris avaient pour but de choisir un substrat et une température de stratification convenables, puis d'étudier les facteurs de variation des besoins en froid de lots de pépins de diverses origines. L'influence d'une dessiccation temporaire des graines stratifiées sur leur aptitude à germer a également été expérimentée. Enfin quelques tentatives de levée de la dormance par d'autres agents que le froid sont rapportées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A — *Matériel*

La plupart des pépins utilisés dans ces essais avaient pour origine la fécondation libre d'arbres existant à la Station d'Angers. Les pépins de variétés à cidre provenaient d'une coopérative du Maine-et-Loire. L'espèce triploïde *Malus theifera* a également été utilisée : 80 p. 100 de ses graines sont d'origine apomictique, et, par conséquent, génétiquement identiques.

Les pépins ont été extraits des fruits dès la cueillette, c'est-à-dire à un stade où l'origine de la dormance est essentiellement d'ordre embryonnaire et non tégumentaire (COME, 1962). Après un lavage à l'eau et un séchage à la température ambiante, ces graines ont été conservées sous sac de cellophane, à la température du laboratoire, enrobée d'un fongicide (rhodiasan) jusqu'à leur mise en stratification.

B — *Méthodes*

1. *Méthodes expérimentales.*

Le schéma expérimental général a consisté en la mise en stratification de quinze jours en quinze jours de lots de 100 pépins couvrant un temps de séjour au froid de 0 à 90 jours. Tous les lots étaient ensuite semés en serre le même jour. La stratification était effectuée dans un sac de polyéthylène contenant en mélange les pépins et le milieu de stratification.

En fonction des résultats d'essais préliminaires concernant la nature du milieu et la température, nous avons adopté d'abord le mélange convenablement humidifié sable d'Antibes-Perlite dans les proportions volumétriques 1 : 1 [1] puis, à partir de 1964, plus simplement, la tourbe humidifiée [2].

La température de stratification utilisée a été + 2°C.

Lorsque le séjour au froid dépasse notablement les besoins des embryons, ces derniers sont capables de commencer leur croissance à + 2°C, en particulier en ce qui concerne la radicule. Les pépins dont la radicule pointait de plus de 2 mm à l'extérieur du tégument ont été considérés comme germés au moment du semis.

Après le semis, effectué à profondeur constante dans du terreau stérilisé, on a noté l'évolution quotidienne du nombre de pépins germés dans chacun des lots — le stade choisi étant la sortie hors de terre des deux cotylédons.

2. *Méthodes d'interprétation des courbes de germination.*

L'insatisfaction des besoins en froid d'un lot de pépins se traduit par un début de levée retardé, un étalement très marqué dans la durée de la germination pour l'ensemble du lot, pour atteindre un taux final très inférieur à la normale. Si le phénomène est généralement assez net, en raison de la grande discontinuité dans la durée du froid subi par deux lots consécutifs (15 jours), l'analyse statistique précise des courbes de germination cumulées obtenues présente des difficultés. En effet la distribution des effectifs quotidiens n'est pas normale (fig. 1), et ni l'utilisation d'une échelle logarithmique pour le temps, ni la transformation angulaire des pourcentages de germination ne permettent de normaliser ces distributions d'une façon satisfai-

(1) Sable 1 000 g ; Perlite 80 g ; Eau 250 g.
(2) Tourbe 100 g : Eau 400 g.

sante. Il est donc impossible d'utiliser les tests statistiques classiques, tous basés sur les propriétés de la loi de Gauss, pour comparer les paramètres caractéristiques des distributions fournies par chaque traitement, et en particulier, on ne peut bénéficier des propriétés de la transformation en « probit ».

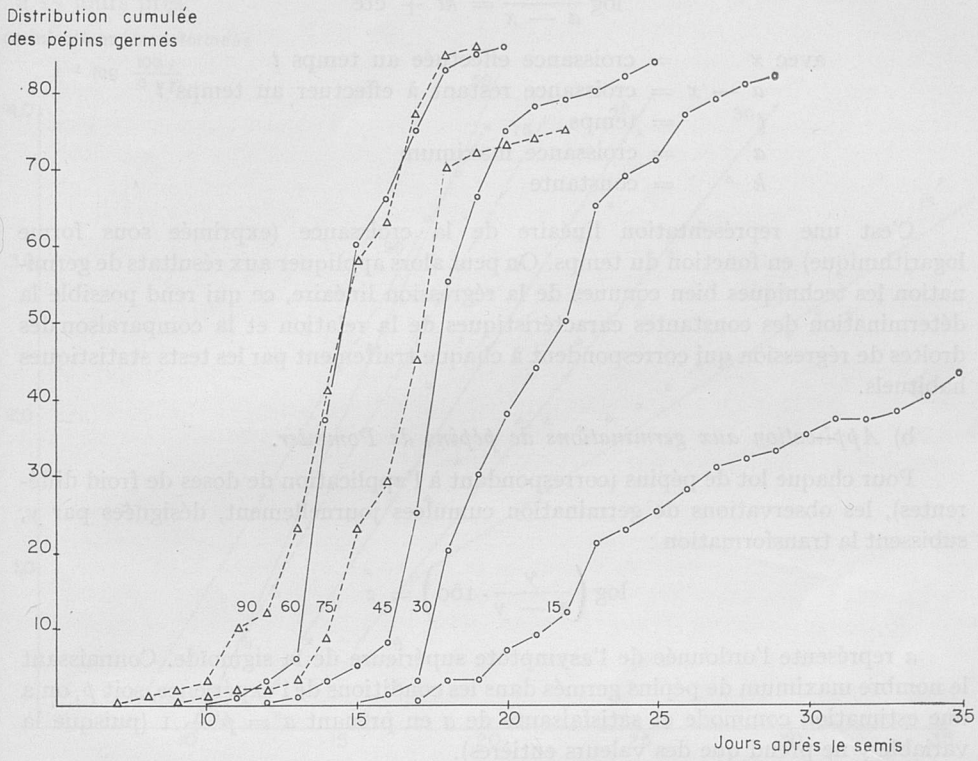


FIG. 1. — *Courbes représentant la germination cumulée de six lots de pépins, variété* Reinette du Mans, *stratifiés respectivement de quinze à quatre-vingt-dix jours.*
En traits discontinus : lots trop stratifiés

D'autre part, dans tous les échantillons, un certain nombre de graines ne germent pas pour des raisons indépendantes des traitements appliqués, ce qui augmente encore les difficultés d'interprétation.

En tenant compte de ces particularités, il a été possible de mettre au point une méthode d'analyse statistique basée sur la régression par rapport au temps du nombre de graines germées après transformation convenable.

a) *Principe.*

La distribution cumulée du nombre de pépins germés en fonction du temps est représentée par une courbe d'allure sigmoïdale qui rend compte de l'évolution de la population des graines capables de germer dans chacun des traitements. Les caractéristiques de ces populations diffèrent d'un lot à l'autre suivant la durée du froid appliquée, elles permettent donc de caractériser chaque lot.

L'équation générale de courbes semblables (courbes logistiques) a été établie par différents auteurs, et notamment par ROBERTSON (1908), par analogie avec celle d'une réaction chimique autocatalytique transformant une quantité donnée d'un corps A en un autre corps B ; on sait que sous forme logarithmique, elle est du type :

$$\log \frac{x}{a - x} = kt + \text{cte}$$

avec x = croissance effectuée au temps t
$a - x$ = croissance restant à effectuer au temps t
t = temps
a = croissance maximum
k = constante

C'est une représentation linéaire de la croissance (exprimée sous forme logarithmique) en fonction du temps. On peut alors appliquer aux résultats de germination les techniques bien connues de la régression linéaire, ce qui rend possible la détermination des constantes caractéristiques de la relation et la comparaison des droites de régression qui correspondent à chaque traitement par les tests statistiques habituels.

b) *Application aux germinations de pépins de Pommier.*

Pour chaque lot de pépins (correspondant à l'application de doses de froid différentes), les observations de germination cumulées journellement, désignées par y, subissent la transformation :

$$\log \left(\frac{y}{a - y} \cdot 100 \right) = z$$

a représente l'ordonnée de l'asymptote supérieure de la sigmoïde. Connaissant le nombre maximum de pépins germés dans les conditions de l'expérience, soit p, on a une estimation commode et satisfaisante de a en prenant $a = p + 1$ (puisque la variable y ne prend que des valeurs entières).

La transformation logarithmique est effectuée en système décimal, ce qui ne change pas la forme de la relation, mais seulement la valeur des constantes. Le facteur multiplicateur 100 est ajouté pour éviter les nombres négatifs.

Le calcul de régression, à partir des données journalières transformées, fournit l'équation de la droite de régression, parfaitement définie par sa pente et son ordonnée à l'origine. L'ajustement des données expérimentales à la relation linéaire est vérifié en décomposant la variance de z en deux parties :

— une composante attribuable à la régression ;
— une composante attribuable aux écarts individuels autour de la régression.

La composante de la variance de z attribuable à la relation de régression a toujours été de beaucoup supérieure à l'autre (rapports F toujours beaucoup plus élevés que le F limite à la probabilité 1 p. 100).

La décomposition de la variance permet également d'établir l'écart-type de chaque coefficient de régression.

Un temps de séjour au froid insuffisant se traduit par une diminution brusque de la pente de la droite de régression correspondant à ce lot. Pour une variété dont

les besoins en froid se situent entre 15 et 30 jours, les pentes des droites correspondant aux lots 90 et 30 jours ne diffèrent pas entre elles alors qu'on enregistre une différence significative entre le lot 30 et le lot 15 (fig. 2). Le temps de stratification minimum qui assure aux pépins une germination normale a été utilisé pour caractériser les besoins en froid du lot expérimental. On peut ainsi situer les besoins en froid des variétés à 15 jours près.

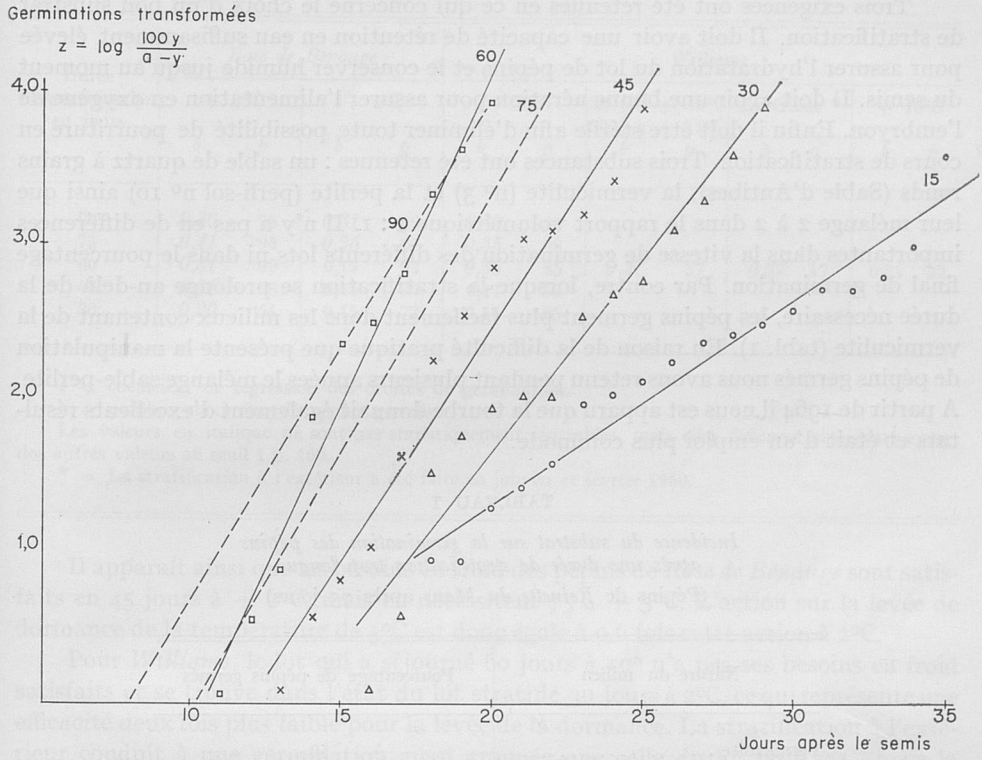


FIG. 2. — *Droites de régression représentatives de la germination de six lots de pépins, variété* Reinette du Mans, *stratifiés respectivement de quinze à quatre-vingt-dix jours*

Il est également possible d'obtenir un classement relatif de variétés qui présentent des exigences voisines. Pour deux variétés dont les besoins se situent entre 30 et 45 jours, on peut penser que plus la différence de pente entre les lots 30 et 45 est grande, plus les besoins caractéristiques de la variété sont proches de 30 jours ; inversement, plus la différence est petite, plus ces besoins sont proches de 45 jours. Puisque l'on connaît la variance de la différence des pentes, il est possible de comparer statistiquement ces deux différences et d'obtenir un classement relatif des deux variétés.

La valeur moyenne des pentes de germination des lots suffisamment stratifiés varie avec l'origine variétale des pépins. Cette valeur est d'autant plus grande que la germination des lots stratifiés s'effectue en un temps plus court.

Si la valeur des pentes de régression est le paramètre qui a permis l'utilisation des tests statistiques, le pourcentage final de germination obtenu a également été pris en considération pour l'interprétation des résultats.

RÉSULTATS

A — *Substrat de stratification*

Trois exigences ont été retenues en ce qui concerne le choix d'un bon substrat de stratification. Il doit avoir une capacité de rétention en eau suffisamment élevée pour assurer l'hydratation du lot de pépins et le conserver humide jusqu'au moment du semis. Il doit avoir une bonne aération pour assurer l'alimentation en oxygène de l'embryon. Enfin il doit être stérile afin d'éliminer toute possibilité de pourriture en cours de stratification. Trois substances ont été retenues : un sable de quartz à grains ronds (Sable d'Antibes), la vermiculite (n° 3) et la perlite (perli-sol n° 10) ainsi que leur mélange 2 à 2 dans le rapport volumétrique 1 : 1. Il n'y a pas eu de différences importantes dans la vitesse de germination des différents lots ni dans le pourcentage final de germination. Par contre, lorsque la stratification se prolonge au-delà de la durée nécessaire, les pépins germent plus facilement dans les milieux contenant de la vermiculite (tabl. 1). En raison de la difficulté pratique que présente la manipulation de pépins germés nous avons retenu pendant plusieurs années le mélange sable-perlite. A partir de 1964 il nous est apparu que la tourbe donnait également d'excellents résultats et était d'un emploi plus commode.

TABLEAU I

Incidence du substrat sur la germination des pépins après une durée de stratification trop longue

(Pépins de *Reinette du Mans* après 75 jours)

Nature du milieu	Pourcentage de pépins germés
Vermiculite	50
Vermiculite et sable	55
Vermiculite et perlite	55
Perlite	13
Sable	21
Sable et perlite	6

B — *Température de stratification*

CHANDLER situe entre 0 et + 5°C la zone de température efficace pour lever la dormance des Rosacées.

Sur la variété de Pommier *Rose de Benauge* nous avons effectué deux séries complètes de stratification, l'une placée à + 2°C, l'autre à + 5°C.

Sur la variété de Poirier *Williams*, nous avons comparé à une série complète stratifiée à + 2°C, une stratification de 60 jours soit à 10°C, soit sous les conditions climatiques extérieures, ainsi qu'un traitement de 30 jours à 10°C suivi de 30 jours à 2°C.

Les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau 2 dans lequel figurent pour chaque lot la valeur de la pente de la droite de régression ainsi que le pourcentage de germination atteint.

TABLEAU 2

Influence de la température de stratification sur la rapidité de levée de dormance des pépins

Durée de stratification en jours	*Rose de Benauge*				*Williams*							
	+ 2°C		+ 5°C		+ 2°C		30 j à + 10°C 30 j à + 2°C		Extérieur *		+ 10°C	
	b	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*
90	*0,36*	98	*0,31*	99	*0,39*	91						
75	*0,41*	95	*0,25*	99	*0,35*	98						
60	*0,31*	99	0,15	92	*0,35*	85	*0,37*	57	*0,32*	47	0,24	22
45	*0,31*	98	0,15	84	0,17	58						
30	*0,20*	54	0,15	77	0,14	25						

b = coefficient de régression des droites de germination.
p = nombre maximum de pépins germés.
Les valeurs en italique ne sont pas statistiquement séparables, mais elles diffèrent significativement des autres valeurs au seuil 1 p. 100.
* = La stratification à l'extérieur a été faite en janvier et février 1960.

Il apparaît ainsi que les besoins en froid des pépins de *Rose de Benauge* sont satisfaits en 45 jours à + 2°C, mais en nécessitent 75 à + 5°C. L'action sur la levée de dormance de la température de 5°C est donc égale à 0,6 fois cette action à 2°C.

Pour *Williams*, le lot qui a séjourné 60 jours à 10° n'a pas ses besoins en froid satisfaits et se trouve dans l'état du lot stratifié 30 jours à 2°C, ce qui représente une efficacité deux fois plus faible pour la levée de la dormance. La stratification à l'extérieur conduit à une germination aussi groupée que celle du lot 60 à 2°C, mais la moitié seulement des pépins stratifiés a germé.

L'efficacité de la température de stratification diminue donc rapidement lorsque la température s'élève de 2 à 5°C, et plus lentement entre 5 et 10°C, ce qui s'accorde avec la loi d'action exponentielle des températures basses de BIDABE (1965).

C — *Origine génétique des pépins*

1. *Pépins provenant de fécondation libre.*

Dans ce chapitre nous avons rassemblé les essais effectués sur deux variétés de Poirier — *Williams* et *Passe-Crassane* —, huit variétés de pommes de table, quatre variétés de pommes à cidre — *Doux véret de Carrouges, Binet violet, Gilet rouge* et *Doux amer gris* —, et un clone de *M. theifera*. Des différences variétales importantes sont apparues en ce qui concerne le temps minimum de séjour au froid nécessaire pour lever la dormance, la valeur moyenne des pentes de régression des lots suffisamment stratifiés, et le nombre de jours nécessaires après le semis pour atteindre 50 p. 100 de germination.

a) *Temps minimum de séjour au froid.*

Le classement des variétés en fonction des exigences en froid de leurs pépins figure au tableau 3. Les semis effectués en 1961 et 1962 ont conduit à un classement concordant pour les trois variétés *Reine des Reinettes, Golden Delicious* et *Reinette du Mans*. Par contre les semis effectués en 1963 ont montré un décalage net vers des besoins en froid moindres pour les deux témoins *Golden Delicious* et *Reinette du Mans*.

TABLEAU 3

Classement des variétés de Pommier en fonction des besoins en froid de leurs pépins

Année du semis	60 jours	45 jours	30 jours
1963	*Doux véret de Carrouges* *Binet violet*	*Gilet rouge* *Golden Delicious*	*Doux amer gris* *Reinette du Mans*
1962 ou 1961	*Golden Delicious* *Cusset*	*M. theifera* *Rose de Benauge* *Reinette du Mans*	*Reine des Reinettes* *Starking Delicious* *Jonathan* *Cravert* *Calville d'août*

Dans chaque catégorie d'exigences en froid, les variétés sont rangées par besoins décroissants. Les variétés soulignées ne sont pas statistiquement séparables, mais elles diffèrent significativement des valeurs non soulignées au seuil 1 p. 100.

Les pépins semés en 1963 ont manifesté des besoins en froid inférieurs à ceux des pépins semés en 1962 et 1961.

Dans chaque catégorie les variétés sont classées par exigences décroissantes. Il a généralement été possible de distinguer à l'intérieur de chacune d'elles deux sous-groupes d'exigences significativement différentes. Parmi les variétés expérimentées c'est *Doux véret de Carrouges* qui manifeste les besoins les plus élevés, tandis que *Cravert* et *Calville d'août* ont les besoins les plus faibles. Parmi les variétés cultivées, *Golden Delicious* manifeste des besoins élevés, *Reinette du Mans* des besoins intermédiaires, *Reine des Reinettes, Starking* et *Jonathan* des besoins faibles.

Les deux variétés de Poirier étudiées se placent dans les classes extrêmes : les pépins de *Williams* nécessitent 60 jours de froid alors que ceux de *Passe-Crassane* germent normalement après 30 jours.

b) *Valeur moyenne des pentes de régression des lots suffisamment stratifiés.*

Lorsque le temps de séjour au froid dépasse de plus de 30 jours la durée minimum on constate une légère réduction de la pente de la droite de régression. Par contre, les valeurs des pentes des lots minimum, minimum + 15 et minimum + 30 sont très voisines. Nous avons caractérisé chaque variété par la valeur moyenne de ces trois pentes. Une valeur élevée de ce paramètre correspond à une germination groupée sur quelques jours, alors qu'une valeur faible correspond à une germination étalée sur une semaine ou plus. Cette valeur traduit donc la plus ou moins grande homogénéité, génétique ou physiologique, des lots de pépins pour les facteurs qui interviennent dans la germination.

Dans le tableau 4, les variétés étudiées sont classées en fonction des valeurs moyennes croissantes de ce paramètre. Pour des lots suffisamment stratifiés celui-ci est une variable aléatoire dont la distribution est sensiblement normale. Il est donc possible de calculer la moyenne et l'écart-type de la population des données, ce qui permet de la répartir en trois classes. *Golden Delicious* et *Reine des Reinettes* apparaissent comme des variétés dont les pépins germent d'une façon très groupée, tandis que les pépins de *Calville d'août, Jonathan, Reinette du Mans* présentent une germination étalée.

TABLEAU 4

Influence de l'origine variétale des pépins sur l'homogénéité et la rapidité de la germination

Origine variétale des pépins (fécondation libre)	Valeur moyenne des coefficients *b* pour les 3 premiers lots suffisamment stratifiés	Temps en jours, à partir du semis, pour atteindre 50 p. 100 de germination
Calville d'août	0,20	22,9
M. theifera	0,24	15,0
Jonathan	0,25	12,0
Cravert	0,29	18,8
Reinette du Mans	0,29	14,6
Rose de Benauge	0,34	15,2
Starking	0,36	13,2
Binet violet	0,37	17,0
Doux amer gris	0,40	16,9
Reine des Reinettes	0,44	15,5
Gilet rouge	0,48	15,8
Golden Delicious	0,51	15,7
p.p.d.s.	0,08	0,5

c) *Nombre de jours après le semis pour atteindre 50 p. 100 de germination.*

Cette valeur traduit la vitesse de réaction des processus de germination à la température de 20°C. Ce nombre de jours a été calculé à partir des droites de régression pour les lots ayant subi une durée de stratification minimum, minimim + 15 jours et minimum + 30 jours. La moyenne de ces trois valeurs a été retenue comme caractéristique variétale (tabl. 4). Les pépins de la variété *Calville d'août* présentent la vitesse de germination la plus lente, tandis que ceux des variétés *Jonathan* et *Starking* germent très rapidement. Il n'apparaît pas de liaison entre vitesse et homogénéité de la germination.

Pour une même origine variétale des pépins, le nombre de jours pour atteindre 50 p. 100 de germination diminue régulièrement lorsque le temps de séjour au froid se prolonge au-delà du minimum. Par fraction de 15 jours excédentaires à + 2°C cette avance de germination au point 50 p. 100 est de 1,10 jour pour *Golden Delicious* et *Reinette du Mans* et de 0,95 jour pour *M. theifera*. Ce décalage mesure l'action sur les processus de germination de 15 jours à + 2°C convertis en nombre de jours à + 20°C. A partir de ces données il est possible de calculer la valeur du coefficient Q_{10}

tel qu'il a été défini par BIDABE (1965) lorsque l'on passe de 2 à 20°C. Les valeurs obtenues (4,27 pour *Reinette du Mans* et *Golden*, 4,98 pour *M. theifera*) sont notablement plus élevées que celles proposées par BIDABE pour des bourgeons de ces mêmes variétés, mais dans une gamme de température plus restreinte. Ce désaccord rejoint une remarque de POUGET selon laquelle l'évolution des bourgeons de Vigne s'écarte aux basses températures des prévisions de la loi d'action des températures établie pour des valeurs voisines de 20°C.

2. *Pépins provenant de fécondation contrôlée.*

Deux croisements avec la variété *Jonathan* comme parent femelle ont été utilisés. L'un des parents mâles était la variété tunisienne *Ajmi*, connue pour les faibles besoins en froid de ses bourgeons. L'autre était un hybride (*H. 19*) issu d'un croisement entre *Richared Delicious* et une variété identifiée à *Bernerrosenapfel*. Les deux croisements ont été réalisés la même année sur deux arbres contigus du même verger. Les caractéristiques de germination des pépins correspondants sont rassemblés dans le tableau 5, avec celles de pépins provenant de fécondation libre. La figure 3 illustre l'aspect des quatre lots de stratification de 45 à 90 jours pour les deux croisements.

Il apparaît nettement que les pépins issus de croisement *Jonathan* × *Hybride 19* ont des besoins en froid très supérieurs à ceux du croisement *Jonathan* × *Ajmi*. Les conditions extérieures ayant été identiques pour les deux hybridations, et la même variété ayant été utilisée comme parent femelle, ces comportements différents ne peuvent provenir que des informations génétiques transmises par chacun des deux pollens. Il est remarquable de constater que ces différences génétiques sont capables de s'exprimer dès que l'embryon a terminé son évolution dans le fruit. Il est logique de penser que les besoins en froid présentés par un bourgeon particulier, l'apex de l'embryon, sont vraisemblablement en relation avec des caractéristiques de croissance ultérieure de l'arbre, en particulier avec les exigences en froid de ses bourgeons.

Le croisement *Jonathan* × *Ajmi* présente deux discontinuités dans les valeurs des pentes des droites comme s'il comportait deux populations de pépins dont l'une est apte à germer après 45 jours de froid tandis que l'autre en nécessite 90. Dans tous nos essais, c'est ce croisement qui a présenté la plus grande valeur du coefficient angulaire, ce qui traduit une grande homogénéité génétique des pépins pour les facteurs qui président à une germination groupée.

Cet exemple montre que l'estimation des besoins en froid des pépins provenant de fécondation libre n'a qu'une valeur indicative, qui dépend de la population pollinique à laquelle a été soumise la variété-mère. ABRAMOV (1952) a également observé une différence de 30 jours dans les besoins en froid de pépins de la variété *Antonowka* selon que le parent mâle utilisé était une variété sauvage sibérienne ou la variété *Anis*. L'existence de deux classes de pépins à besoins en froid très différents dans le croisement *Jonathan* × *Ajmi* conduit à émettre l'hypothèse, au moins dans ce cas, d'un contrôle génétique relativement simple des besoins en froid.

D — *Année de récolte*

Dans les essais variétaux effectués au cours de plusieurs années, nous avons déjà été amenés à constater que les semis effectués en 1963 avaient systématiquement

TABLEAU 5

Influence du parent mâle sur les besoins en froid des embryons

Nombre de jours de stratification	*Jonathan F. L.*		*Jonathan* × *Hybride 19*		*Jonathan* × *Ajmi*	
	b	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*
90			*0,280*	87	*0,567*	92
75			*0,260*	51	*0,509*	82
60	0,132	98	0,176	28	0,286	66
45	*0,336*	98	0,172	19	0,349	66
30	*0,284*	95	—	4	0,331	44
15	0,166	70	—	0	—	0

b = coefficient de régression des droites de germination.
p = nombre maximum de pépins germés.
Les valeurs en italique ne sont pas statistiquement séparables, mais elles diffèrent significativement des autres valeurs au seuil 1 p. 100.

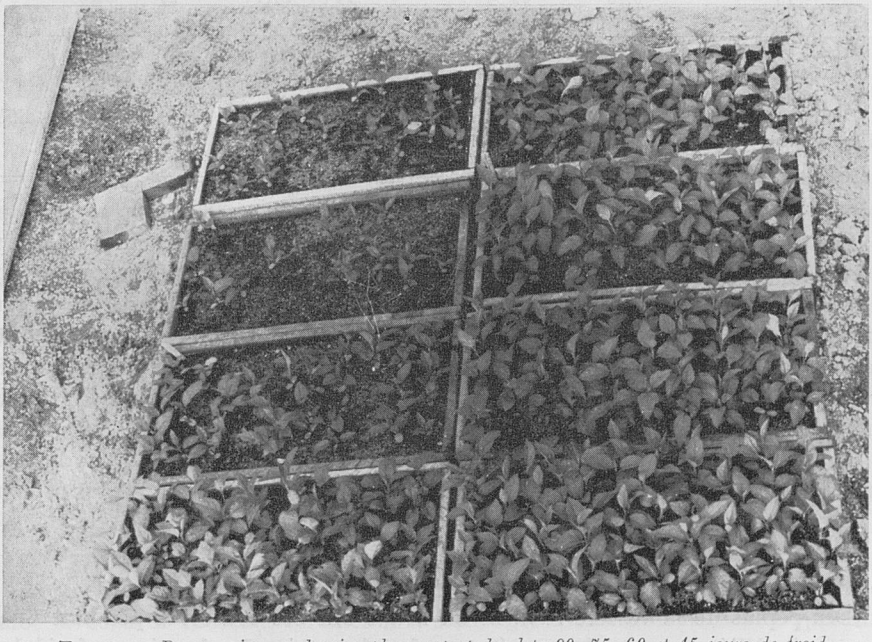


FIG. 3. — *Du premier au dernier plan, aspect des lots 90, 75, 60 et 45 jours de froid de deux croisements contrôles un mois après le semis*

A droite le croisement *Jonathan* + *Ajmi* avec respectivement 92, 82, 65 et 55 plantules.
A gauche le croisement *Jonathan* × *H. 19*, avec respectivement 87, 51, 28 et 19 plantules.

manifesté des besoins en froid inférieurs à ceux des mêmes variétés semés en 1961 et 1962.

Les caractéristiques de germination des pépins de la variété *Reinette du Mans* obtenus au cours de quatre années successives figurent au tableau 6. Cette variété présente pour cette étude l'avantage de fleurir extrêmement tard et d'être par conséquent fécondée par une population d'allopollen provenant de rares variétés de floraison aussi tardive et analogue chaque année. Elle est également de maturité très tardive, ce qui n'entraîne pas de grandes différences dans l'époque de cueillette. Les fruits ont été récoltés chaque année sur les mêmes arbres et les pépins prélevés aussitôt.

TABLEAU 6

Comportement des pépins de Reinette du Mans *au cours de quatre années*

Nombre de jours à + 2°C	Semis 60		Semis 61		Semis 62		Semis 63	
	b	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*
Moyenne des lots 60, 75 et 90 j.	*0,34*	84	*0,22*	80	*0,24*	86	*0,38*	91
45	*0,31*	84	*0,25*	79	*0,24*	83	*0,28*	89
30	*0,25*	81	0,17	66	0,17	74	*0,27*	81
15	0,13	44	—	14	0,11	29	0,13	34

b = coefficient de régression des droites de germination.
p = nombre maximum de pépins germés.
A l'intérieur des colonnes, les valeurs en italique ne sont pas statistiquement séparables mais elles diffèrent significativement des autres valeurs au seuil 1 p. 100.

Les résultats obtenus font apparaître clairement que la dormance des pépins est levée à partir de 45 jours de stratification dans les semis effectués en 1961 et 1962, tandis que les lots semés en 1960 et 1963 germent normalement à partir de 30 jours. Il nous apparaît alors que les désaccords observés doivent être imputés à des états physiologiques différents des pépins au moment de leur extraction, reflétant l'influence particulière de l'année pendant laquelle se sont formés les embryons, de la floraison à la récolte.

Abramov (1955) a attribué à des étés frais et humides, l'induction d'une dormance de faible intensité tandis que des étés chauds et secs en provoquent une plus profonde.

E — *Vieillissement des pépins*

Des pépins de la variété *Reinette du Mans* ont été conservés pendant une ou deux années à l'état sec et à la température du laboratoire. Les besoins en froid de ces lots ont été étudiés d'après le schéma décrit et comparés à ceux des lots de même année de récolte semés immédiatement (tabl. 7).

La première année de conservation ne semble affecter ni la faculté germinative des graines ni leurs besoins en froid (colonnes 1 et 2) : tout au plus apparaît-il une plus grande dispersion dans la germination des lots critiques 30 et 45. Par contre, après deux années de conservation, les besoins en froid ont nettement augmenté sans modification de la faculté germinative (colonnes 3 et 4).

TABLEAU 7

Influence d'une conservation prolongée sur les besoins en froid des pépins de la variété Reinette du Mans

Nombre de jours à + 2°C	Récolte 60 Semis 71		Récolte 60 Semis 62		Récolte 59 Semis 60		Récolte 59 Semis 62	
	b	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*
Moyenne des lots 60, 75 et 90 j.	*0,22*	80	*0,22*	84	*0,34*	84	*0,21*	88
45	*0,25*	79	*0,20*	81	*0,31*	84	*0,20*	85
30	0,17	66	0,13	64	0,25	81	0,17	46
15	—	14	0,14	29	0,13	44	0,17	31

b = coefficient de régression des droites de germination.
p = nombre maximum de pépins germés.
Dans chaque colonne les valeurs en italique ne sont pas statistiquement séparables, mais elles diffèrent significativement des autres valeurs au seuil 1 p. 100.

Cette tendance au renforcement des besoins en froid pendant la conservation s'est vérifiée pour trois autres variétés : *Reine des Reinettes, Rose de Benauge* et *Jonathan,* sans atteindre un niveau significatif.

Dans la pratique, l'incidence de la durée de conservation se combine à l'influence de l'année de récolte. C'est ainsi que des pépins de *M. theifera* récoltés en 1959 et semés en 1961, après un an de conservation, présentent des besoins en froid plus faibles que les pépins récoltés en 1960 et semés aussitôt, les conditions de l'année 1959 ayant conféré de faibles besoins en froid. Pour cette espèce à très petites graines, la faculté germinative décroît de 15 p. 100 après une conservation d'un an.

F — *Influence d'une dessiccation temporaire sur la germination de pépins stratifiés*

Lorsque des pépins placés dans des conditions humides et froides ont leur dormance levée, leur radicule commence à s'allonger même aux basses températures. Le but de cette expérimentation était d'établir dans quelle mesure une dessiccation des pépins en fin de stratification permettait de les conserver temporairement à l'état de repos et d'en différer le semis, sans compromettre leur valeur germinative.

Pour ce faire, des lots de 100 pépins des variétés *Reinette du Mans*, *Starking Delicious* et *Golden Delicious* ont été stratifiés pendant une durée largement supérieure aux besoins minimum déterminés pour ces variétés, à savoir respectivement 60, 75 et 90 jours. Passé ce délai, les pépins ont été extraits du substrat de stratification et exposés à l'air libre à la température du laboratoire. Ils ont atteint leur poids sec définitif en 48 heures environ et ils ont été conservés dans cet état pendant des durées de 15, 30 et 45 jours. Après une réhydratation préalable de 48 heures, ils ont été semés en comparaison avec un lot témoin stratifié pendant le même temps. Les caractéristiques de germination des différents lots figurent au tableau 8.

TABLEAU 8

Influence d'une dessiccation temporaire sur la germination de pépins préalablement stratifiés

Nombre de jours de conservation à l'état sec	*Reinette du Mans*		*Golden Delicious*		*Starking Delicious*	
	b	*p*	*b*	*p*	*b*	*p*
0 = témoin	*0,329*	100	0,469	92	*0,624*	98
15	0,229	77				
30	0,234	76	0,308	75	0,279	62*
45	0,226	62*	0,309	71	0,208	39**

b = coefficient de régression des droites de germination.
p = nombre maximum de pépins germés.
* lot comportant 50 p. 100 de pépins germés à la sortie de stratification.
** lot comportant 90 p. 100 de pépins germés à la sortie de stratification.
Dans chaque colonne, les valeurs en italique diffèrent significativement des autres valeurs au seuil 1 p. 100.

Pour les variétés *Reinette du Mans* et *Golden Delicious* la dessiccation entraîne à la fois une réduction du taux de germination de l'ordre de 25 p. 100 et un plus grand étalement dans le temps de cette germination, comme si les pépins retournaient progressivement vers un nouvel état dormant. Cette évolution est néanmoins assez lente et pourrait vraisemblablement être réduite par une conservation des pépins desséchés à une température basse. SCHANDER (1955) a pu conserver pendant 65 jours à 0°C des pépins stratifiés de Pommier sans réduction importante du taux de germination.

Pour *Starking Delicious* le temps de séjour au froid a été trop prolongé et on a constaté un fort pourcentage de germination (radicule supérieure à 2 mm) au moment de la sortie de stratification. Dans ce cas, la dessiccation a été fatale à un grand nombre de pépins germés, bien que 25 à 30 p. 100 d'entre eux aient néanmoins supporté ce traitement.

Un essai effectué sur un lot commercial de pépins de la variété *Graham's Jubileum* a montré qu'après 45 jours de stratification le lot semé immédiatement germait à

81 p. 100 en 17 jours, tandis qu'après un mois de dessiccation il germait à 54 p. 100 en 20 jours, et après deux mois à 36 p. 100 en 29 jours. En fin de végétation les plants des différents lots ne montraient pas de différence de vigueur.

Il semble donc possible de différer de quelques semaines un semis de pépins stratifiés conservés secs et au froid, en consentant toutefois une réduction du taux de germination pouvant atteindre 25 p. 100. Pour l'obtention commerciale de porte-greffes issus de semis, il paraît tout à fait concevable d'envisager un semis mécanisé de pépins secs prêts à germer.

G — *Levée de dormance par d'autres agents*

La technique de stratification telle qu'elle a été décrite ne permet pas de disposer dans un bref délai de pépins prêts à germer. Quelques tentatives, d'ailleurs peu fructueuses, ont été faites pour disposer de méthodes plus rapides.

1. *Température très basse.*

Des pépins de Pommier ayant séjourné de 7 à 48 jours à une température de — 30°C à l'état sec sont demeurés incapables de germer. Leur comportement soumis par la suite à une stratification normale n'a pas été modifié par ce traitement à basse température. Ceci confirme la nécessité de la présence de l'eau dans les processus de levée de dormance des pépins (COME, 1962).

2. *Rindite.*

La rindite est un mélange de 7 parties de monochlorhydrine du glycol, 3 parties de dichlorure d'éthylène, 1 partie de tétrachlorure de carbone, qui fournit de bons résultats dans la levée de dormance des bourgeons de Vigne (POUGET, 1963).

Des pépins de Pommier, intacts et secs ou bien débarrassés de leurs deux téguments, ont été soumis à une atmosphère de rindite (0,2 ml par litre d'air disponible) pendant des durées allant de 3 à 20 heures. Tous les essais sont restés négatifs. A partir d'un séjour de 10 heures les pépins sont tués dans la proportion de 50 p. 100.

3. *Acide gibbérellique.*

Des pépins de la variété *Reinette Clochard* trempés dans une solution d'acide gibbérellique à 100 mg par litre pendant des durées s'étalant de 1 à 48 heures ont manifesté une légère tendance à germer. Les résultats les plus marqués ont été obtenus pour 4 et 9 heures, avec 17 p. 100 de pépins ayant développé une radicule. Cette faible efficacité de l'acide gibbérellique pour lever la dormance des pépins de Pommier correspond aux résultats obtenus par RENARD (1960).

Avec une technique compliquée et des applications répétées d'acide gibbérellique BADIZADEGAN et CARLSON (1967) ont cependant fait état de résultats positifs dans l'obtention de plantules de Pommier normales sans stratification préalable.

DISCUSSION ET CONCLUSION

D'une part, ces différents essais ont rendu possible la mise au point d'une technique de stratification simple et efficace. D'autre part, l'utilisation des propriétés de

la courbe logistique a permis une analyse statistique commode, par les techniques de la régression linéaire, des courbes de germination.

Pour les lots de pépins utilisés, les besoins en froid ont varié de 30 à 90 jours à + 2°C.

L'intensité des besoins en froid d'un lot de pépins est principalement déterminée par le génotype des embryons : une variété, fécondée dans des conditions de milieu identiques par deux populations de pollen d'origine génétique très différente, a donné deux lots de pépins dont les besoins en froid variaient du simple au double. Cependant les conditions de développement de l'embryon jouent également un rôle important : les caractéristiques climatiques de son année de formation, de la fécondation à son extraction du fruit, peuvent modifier d'une quinzaine de jours les besoins moyens en froid des pépins d'une variété donnée. On peut aussi concevoir que la position du fruit sur l'arbre puisse intervenir sur l'intensité de la dormance, par des facteurs trophiques ou microclimatiques. L'utilisation de pépins d'origine apomictique devrait permettre de déterminer l'importance des facteurs externes dans le déterminisme des besoins en froid, grâce à l'élimination du facteur de variation génétique.

La conservation des pépins à l'état sec et à la température du laboratoire tend à augmenter les besoins en froid de quelques jours par année de conservation. La faculté germinative des pépins de Pommier n'est alors pas réduite significativement après deux années.

Par contre, la conservation à l'état sec de pépins dont les besoins en froid humide ont été préalablement satisfaits provoque une diminution rapide de leur faculté germinative. Néanmoins celle-ci reste à un niveau suffisant pour envisager un semis mécanisé de graines sèches stratifiées.

On est amené à se demander dans quelle mesure les besoins en froid des pépins relèvent des mêmes mécanismes que ceux des bourgeons d'espèces ligneuses. On sait qu'un bourgeon axillaire récemment différencié n'est pas dormant, et que cet état n'est acquis qu'après un certain vieillissement. Nous avons cherché à vérifier sur des pépins immatures l'installation progressive du phénomène. Des embryons ont été périodiquement prélevés à partir du stade laiteux (fin juin-début juillet) et placés sur milieu synthétique de Heller à 20°C : aucun n'a germé, quelle que soit la date de prélèvement. A la suite d'essais analogues, Zagaja (1962) avait conclu que les embryons immatures possédaient des besoins en froid identiques à ceux des embryons adultes.

Nous cherchons également à vérifier l'existence d'une corrélation entre les besoins en froid d'un embryon et ceux des bourgeons de l'arbre auquel il donnera naissance. Une telle liaison a été établie par Simmonds, sur pomme de terre, entre la dormance des graines et celle des tubercules qui en sont issus. Des résultats préliminaires obtenus sur des semis de la variété *Reinette du Mans* suggèrent l'existence d'un phénomène analogue chez le Pommier. Sous réserve d'une confirmation avec d'autres descendances, ceci fournirait un critère de sélection particulièrement précoce aux stations méridionales qui recherchent des variétés adaptées aux hivers doux.

Reçu pour publication en juin 1967.

SUMMARY

CHILLING REQUIREMENTS OF APPLE AND PEAR SEEDS. A STATISTICAL METHOD OF DETERMINATION

Cumulate frequency distributions of germination of apple and pear seeds have been characterized by two main parameters : speed of germination and maximum number of germinated seeds. Statistical analysis has been made possible by using characteristics of linear regression of the number of germinated seeds after a suitable transformation on the number of days after sowing time.

Different chilling treatments can be compared by their respective regression coefficients.

Chilling requirement are mainly controlled by embryos' genotypes (table 3, 5 and fig. 3). Nevertheless environmental factors from fecondation of the ovule up to picking of fruit, can modify seed dormancy (tab. 6).

Dormancy increases slightly with storage of seeds in dry conditions at room temperature during several years, but germination percentage, i. *e.* seed viability, is not reduced after a two years storage (table 7). On the other hand, dry storage of stratified seeds reduces germination percentage (table 8).

Other treatments have been experimented with poor results in order to break seed dormancy : deep cold temperature, rindite and gibberellic acid.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABRAMOV N. A., 1955. The influence of some biological factors on the duration of the dormant period in apple and pear seeds. *Izv. Tkad. Nank. S. S. S. R.*, nº 1, 53-66, (in *Hort. Abst.*, 1955, nº 2434).

ABRAMOV N. A., 1952. The effect of pollination on the date of germination of apple seeds. *Agrobiologija*, nº 5, 111 -45 (in *Hort. Abstr.*, 1954, nº 1194).

BADIZADEGAN M., CARLSON R. F. *Compact fruit tree dwarf fruit tree association.* Michigan State University, **2**, nº 11, january.

BIDABE B., 1965. L'action des températures sur l'évolution des bourgeons de l'entrée en dormance à la floraison. *96e Congr. Soc. Pomol. France.* Paris, p. 51-66.

CHANDLER W. H., 1947. *Deciduous orchards*, 438 p., Lea and Febiger.

COME M. D., 1962. Comment l'oxygène nécessaire à la germination des graines parvient-il à l'embryon? *Rev. gén. Bot.*, **69**, 822, p. 563-576.

COME M. D., 1962. Germination des pépins de pommes conservées à diverses températures. *12th internation. Hortic. Congr. Bruxelles*, **3**, 11-17.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la Vigne : initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 113-272.

POUGET R., 1966. Étude du rythme végétatif : caractères physiologiques liés à la précocité de débourrement chez la Vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 1, 81-100.

RENARD. H. A., 1960. Contribution à l'étude de l'influence de la gibbérelline sur la dormance de certaines graines. *Ann. Physiol. vég.*, **2**, 2, 99-107.

ROBERTSON, 1908. Cité dans RONCHAINE J. : Mesure et Étude de la croissance chez les végétaux : Principes généraux et exemples d'application. *Biométr. Praxim.*, **5**, 3-4, 136-158.

SCHANDER H., 1955. Keimungsphysiologische Studien an Kernobst III. Sortenvergleichende Untersuchungen über die Temperaturansprüche stratifizierten Saatgutes von Kernobst und über die Reversibilität der Stratifikationsvorgänge. *Z. Pflanzenzücht.*, **35**, 1, 89-97.

SIMMONDS —N. W., 1963. Correlated seed and tuber dormancy in potatoes. *Nature*, Lond., **197**, nº 4868, 720-721.

ZAGAJA S. W., 1962. After ripening requirements of immature fruit tree embryos. *Hortic. Res.*, **2**, 19-34.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (4), 393-396.

NOTE

TAUX DE POLLINISATION CROISÉE ENTRE DEUX CLONES DE FÉTUQUE ÉLEVÉE (*FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB)

M. NIQUEUX et R. ARNAUD

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

Les études concernant la pollinisation chez les graminées fourragères anémophiles sont assez peu nombreuses, peut-être par défaut de gènes marqueurs facilement utilisables.

GRIFFITHS (1950 et 1956) sur *Lolium perenne* L. utilise une coloration anthocyanique. Il étudie la contamination entre variétés à différentes distances. Il note l'importance de la masse de pollen produite par une variété dans la réduction de la contamination par une autre variété. Ainsi dans une parcelle de 6 rangs située à 23 mètres d'une variété contaminante, le taux de croisement par cette variété diminua de 23,77 p. 100 de sa valeur en passant du premier au sixième rang. Pour des variétés cultivées côte à côte, le croisement de l'une par l'autre qui était de 40 p. 100 sur les bordures, était réduit à 1 p. 100 à une distance de 30 mètres. GRIFFITHS suggère que le croisement se produit surtout entre unités voisines.

WIT (1952), qui emploie comme marqueur une rugosité des tiges, confirme ces vues. Une ligne d'un clone situé dans une parcelle formée d'un mélange d'autres clones est pollinisée à 100 p. 100 par ce mélange. Le pollen proviendrait pour 40 p. 100 des deux lignes adjacentes, 22 p. 100 des lignes situées de part et d'autre de celles-ci, 12 p. 100 des lignes en troisième position, le reste (26 p. 100) de lignes plus éloignées.

HODGSON (1949) constitue une parcelle de *Paspalum notatum* FLUGGE par la juxtaposition de deux clones hétérozygotes pour la même déficience chlorophyllienne et il étudie la contamination par le pollen d'une variété non déficiente. En l'absence de pollen contaminant, les deux clones auto-stériles s'intercroisent. La fécondation par du pollen de plantes normales se traduit par une diminution des albinos dans la descendance. Le taux de contamination atteint 71 p. 100 pour des parcelles en contact, 52 p. 100 à 25 mètres, 40 p. 100 à 50 mètres, 0 à 10 p. 100 à 125 mètres. La variation de la contamination à l'intérieur des parcelles n'est pas précisée, mais HODGSON pense que la taille respective des parcelles est importante.

CUANY et KALTON (1960), chez *Dactylis glomerata* mesurent le pourcentage d'allogamie sur des plantes albinos-virescentes, isolées dans des parcelles de plantes normales. Ils trouvent des taux de 50 à 98 p. 100 suivant le degré d'auto-stérilité des clones. La liaison entre les deux phénomènes n'est pas constante : un clone présentant 98 p. 100 d'allogamie a produit sous sachet un grainage égal à 46 p. 100 de celui d'une pollinisation libre.

En utilisant une déficience chlorophylienne létale, nous avons étudié le taux de croisement entre deux clones de Fétuque élevée.

Les deux clones, *P5* et *C42* étaient originaires de deux écotypes locaux à $2n = 42$, et présentaient une même précocité de floraison.

Le clone *P5*, sur lequel a porté la mesure du taux d'allogamie, s'est montré relativement autofertile. On a mesuré les poids de graines obtenues sur des panicules soumises à l'autofécondation par ensachage et sur un même nombre de panicules laissées en pollinisation libre. Les rapports entre ces poids ont été les suivants :

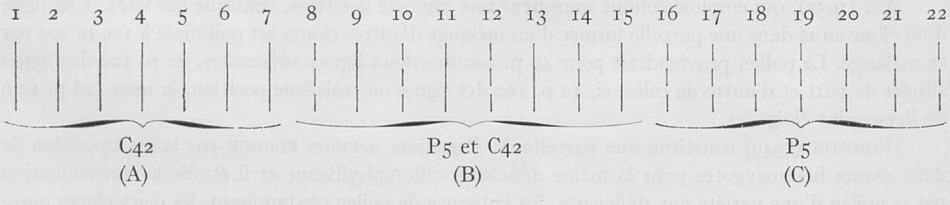
1961 : 0,53 (avec isolation sous sachets de papier parcheminé)
1962 : 0,49 (avec isolation sous sacs de toile
1963 : 0,44 (avec isolation sous sacs de toile)

Encore faut-il observer que ces chiffres donnent une estimation par défaut du taux d'autofertilité. D'une part les graines provenant d'autofécondation sont moins lourdes que celles obtenues en pollinisation libre, d'autre part le milieu confiné, produit par le sachet, a un effet dépressif propre sur la formation des graines.

Le clone *P5* présentait dans sa descendance en autofécondation des plantules jaunes disparaissant avant l'apparition de la deuxième feuille. Le taux moyen de plantules déficientes observé a été de 23,37 p. 100 du nombre total de plantules (probabilité 95 p. 100 d'un taux compris entre 19,2 et 27,5 p. 100). Sans préjuger du comportement génétique de la déficience, ce taux a été utilisé pour le contrôle des fécondations. Le clone *C42* n'a jamais présenté de plantules déficientes dans des descendances obtenues en autofécondation. L'apparition de plantules déficientes dans des descendances de pieds *P5*, ayant fleuri à proximité de pieds *C42*, doit donc être attribuée à des autofécondations. En faisant le rapport entre le pourcentage, d_L, des plantules déficientes observées dans une descendance de pollinisation libre, et le pourcentage d_A, observé dans les descendances autofécondées, on obtient le taux d'autofécondation dans la descendance étudiée (taux d'autofécondation p. 100 = $100\,\frac{d_L}{d_A}$).

Les deux clones ont été repiqués au printemps 1962 en talles isolées, en lignes à 0,50 m et pieds à 0,50 m sur la ligne, à raison de 16 plants par ligne et selon le schéma suivant :

une parcelle (A) de 7 lignes de *C42*
une parcelle (B) de 8 lignes alternées *P5* et *C42*
une parcelle (C) de 7 lignes de *P5*



Située à l'angle d'un mur et de bâtiments, la parcelle était soumise à des remous d'air plutôt qu'à l'action des vents dominants.

Enfin deux pieds voisins, l'un de *P5*, l'autre de *C42* furent ensachés sous une même cage de toile avant floraison (trois répétitions).

Pendant l'été 1962, l'épiaison fut progressive et échelonnée, aboutissant à la sortie et à la floraison de 10 à 15 panicules par touffe entre juillet et septembre. La masse de pollen présente dans l'air fut donc toujours faible. L'étude des descendances (cf. tabl.) montre que des autofécondations ont eu lieu dans le clone *P5* même dans la parcelle B, en lignes alternées (lignes 8, 10, 12, 14). En effet, pour l'ensemble de cette parcelle, on observe dans les descendances des pieds *P5*, 22 plantules déficientes sur un total de 1 113, soit 1,98 p. 100. En admettant un taux de plantules déficientes dans les

descendances autofécondées de *P5* de 23,7 p. 100, on en déduit un taux d'autofécondation moyen dans la parcelle B de 8,5 p. 100. Si l'on tient compte des intervalles correspondant à une probabilité de 0,95 pour le pourcentage de plantules déficientes dans les descendances des *P5* de la parcelle B (1,22 à 2,96 d'après tables de STEVENS, 1942) et pour le pourcentage des plantules déficientes dans les descendances de *P5* autofécondé (19,2 à 26,5), on détermine pour les pieds *P5* de B un taux d'autofécondation compris, avec une probabilité de 0,90, entre 4,4 et 15,4 p. 100.

TABLEAU

Taux de plantules déficientes et taux d'autofécondation dans le clone P5

Autofécondations sous sacs

Plantules observées		
Totales	Déficientes	$d_A = 100 \frac{D}{T}$
415	97	23,37

Parcelle d'essai

Origine des descendances	1962				1963			
	Plantules observées		$d_L = 100 \frac{D}{T}$	taux d'Ad. $100 \frac{d_L}{d_A}$	Plantules observées		$d_L = 100 \frac{D}{T}$	taux d'Af. $100 \frac{d_L}{d_A}$
	Totales	Déficientes			Totales	Déficientes		
Ligne 8	275	6	2,2	9,4	170	0	0	0
10	279	4	1,4	6,0	174	0	0	0
12	290	5	1,7	7,3	156	0	0	0
14	269	7	2,6	11,1	160	0	0	0
16	288	13	4,5	19,3	174	0	0	0
17	282	16	5,7	24,4	161	2	1,2	5,1
18	280	23	8,2	35,1	187	2	1,1	4,7
19	279	12	4,3	18,4	153	3	1,9	8,1
20	294	21	7,1	30,4	155	6	3,7	15,8
21	287	20	7,0	30,0	159	11	6,4	27,4
22	289	25	8,7	37,2	—	—	—	—
Sac de croisement	290	35	12,1	51,8	137	0	0	0

Les autofécondations sont plus nombreuses dans la parcelle C, ne comprenant que des lignes de *P5* : taux moyen observé 27,8 p. 100 (probabilité 90 p. 100 d'un taux entre 14,6 et 39,6). Sous les cages de toile groupant un pied de chaque clone, on observe également sur *P5* : 51,8 p. 100 d'autofécondation.

En 1963, les touffes étaient bien établies, fournissant chacune plus de 100 panicules et la floraison des deux clones fut simultanée. Dans la descendance des pieds *P5* situés dans la parcelle en lignes alternées on n'observe aucune plantule déficiente ; on peut donc considérer que l'hybridation

par *C42* a été totale (probabilité 90 p. 100 d'un taux d'autofécondation inférieur à 1,9 p. 100). Le croisement fut également total sous cage de toile. Dans la parcelle C (lignes de *P5* seulement) le taux d'autofécondation augmente avec la distance : dans la ligne 21, à 3 mètres de la ligne la plus proche de *C42*, il y a plus de 25 p. 100 d'autofécondation.

Ces résultats montrent l'importance de la compétition pollinique : dans les lignes alternées, avec une bonne production de pollen (1963), elle entraîne une allogamie complète du clone *P5* malgré la fertilité élevée de ce clone. Le phénomène est comparable à celui observé par CUANY et KALTON sur certains clones de Dactyle. Il rend possible la production de semences hybrides par juxtaposition de deux clones, même autofertiles.

Par ailleurs, un facteur important du taux de croisement est constitué par la masse pollinique en jeu : en 1962, avec une production de pollen faible, des autofécondations ont eu lieu même avec des clones contigus. En 1963, où la production de pollen fut considérable, la décroissance du taux de croisement avec la distance à la source de pollen, à l'intérieur de la parcelle *P5*, fut cependant rapide. Ceci confirme les résultats de GRIFFITHS et de WIT sur le taux élevé des pollinisations entre éléments rapprochés et le rôle que joue la masse de pollen produite par une variété dans la réduction des contaminations extérieures.

Reçu pour publication en mai 1967.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CUANY R. L., KALTON R. R., 1960. Genetic behaviour of chlorophyll deficiency markers for testing outcrossings in *Dactylis*. *Proc. 8th internation. Grassland Congr.*, 57-59.

GRIFFITHS D. J. 1950 Liability of seed crops of perennial rye grass (*Lolium perenne*) to contamination by wind-borne pollen. *J. agric. Sci.*, **40**, Pts 1 and 2, 19-38.

GRIFFITHS D. J., 1956. Standards of special isolation for seed production of herbage crops. *Herbage Abstr.* **26**, 4, 205-212.

HODGSON H. J., 1949. Flowering habits and pollen dispersal in Pensacola Bahia grass., *Paspalum notatum* FLUGGE. *Agron. J.*, **41**, n° 8, 337-343.

STEVENS W. L., 1942. Accuracy of mutation rates. *J. Genet.*, **43**, 3, 301-307.

WIT F., 1952. The pollination of perennial ryegrass (*Lolium perenne* .) Lin clonal plantations and polycross fields. *Euphytica*, **1**, 95-105.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4) 397-408.

MISE AU POINT

CONNAISSANCES CYTOGÉNÉTIQUES ET HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE DANS LE SOUS-GENRE *PRUNOPHORA*, SECTION *EUPRUNUS*

G. SALESSES

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Après un bref rappel de la place occupée par la section *Euprunus* au sein du genre *Prunus*, les connaissances cytogénétiques sont envisagées pour les principales espèces : restant à préciser, elles constituent cependant une base permettant d'établir des hypothèses de travail pour l'obtention d'hybrides interspécifiques.

Quelques objectifs, pour la plupart envisagés déjà à l'étranger, sont avancés et discutés.

L'hybridation interspécifique chez les pruniers peut être abordée : d'une part à longue échéance en ce qui concerne la création ou l'amélioration de variétés, d'autre part à plus brève échéance en ce qui concerne la recherche de porte-greffes.

INTRODUCTION

La systématique du genre *Prunus* et, en particulier du sous-genre *Prunophora*, reste assez confuse, malgré les efforts de nombreux botanistes qui ont décrit et classé les espèces de ce vaste genre. Les classifications proposées sont le plus souvent complexes : cela tient sans doute à un état d'hétérozygotie extrême, imposé le plus souvent par des phénomènes d'auto-incompatibilité. La connaissance de la morphologie chromosomique de ces espèces et de leur comportement cytogénétique pourrait apporter un éclaircissement à ce problème de systématique. L'hypothèse de l'origine

hybride du prunier cultivé, *Prunus domestica*, permet d'espérer la création d'hybrides synthétiques non réalisés dans la nature. Les bases cytogénétiques qui confirmeront le bien-fondé des possibilités offertes par les croisements interspécifiques, ne semblent pas, à ce jour, suffisantes.

Nous envisagerons seulement, ici, la section *Euprunus*, du sous-genre *Prunophora*, qui rassemble les pruniers proprement dits.

Après avoir passé en revue les connaissances botaniques et cytogénétiques et les possibilités de réalisation des croisements, nous discuterons brièvement quelques schémas d'hybridation, pour la plupart déjà envisagés à l'étranger. Enfin, nous ferons le point des résultats obtenus dans diverses stations fruitières.

I. — PLACE DE LA SECTION « EUPRUNUS » DANS LA CLASSIFICATION BOTANIQUE DU GENRE « PRUNUS »

Des nombreuses classifications existantes, nous ne citerons que celles de KOSTINA et KOVALEV, de C. INGRAM, et retiendrons ici celle de REHDER (1947).

Dans le genre *Prunus*, le fruit est sillonné, généralement pruineux, quelquefois pubescent avec des feuilles enroulées ou pliées. Ce genre se divise en cinq sous-genres : *Prunophora* FOEKE, *Amygdalus* (L.), *Cerasus* PERS., *Padus* (MOENTH.) KOHNE et *Laurocerasus* Koehne ; le sous-genre *Prunophora* se caractérise par un bourgeon axillaire solitaire et l'absence de bourgeon terminal.

Ce sous-genre se subdivise lui-même en trois sections : *Euprunus*, KOEHNE, *Prunocerasus* KOEHNE, et *Armeniaca* KOEHNE, la section *Euprunus* se caractérisant par un ovaire et un fruit glabres, des fleurs pédicellées au nombre de une à deux, rarement trois, un noyau souvent sculpté et des feuilles enroulées.

L'auteur considère dans cette section six espèces, à savoir :

P. spinosa L. (Prunellier) originaire d'Europe, Afrique du Nord, Asie occidentale.	
P. insititia L. (*Damas, Mirabelle, Saint-Julien*) :	Europe, Asie.
P. domestica L. (*Quetsche-Reine-Claude*) :	Europe (cultivé).
P. cerasifera EHRH. (Myrobolan) :	Europe, Thessalie, Caucase.
P. salicina LINDL.	Chine, Japon.
P. simonii CARR.	Chine (cultivé).

Le polymorphisme le plus grand se rencontre sans aucun doute chez *P. domestica* et *P. insititia* qui sont les prunes cultivées. Dès 1872, BOISSIER considérait que les espèces dérivant du genre *Prunus*, section *Prunophora*, avaient été insuffisamment étudiées ; l'exceptionnel polymorphisme des prunes cultivées classées dans les espèces *P. domestica* et *P. insititia* complique énormément l'étude précise de leur taxonomie.

II. — CONNAISSANCES CYTOGÉNÉTIQUES

A — *Nombres chromosomiques*

Plusieurs auteurs se sont livrés à un dénombrement systématique des chromosomes dans le genre *Prunus* : les connaissances acquises en matière de cytogénétique

résultent des travaux de KOBEL (1927) et DARLINGTON (1928-1931) principalement. Ils donnèrent comme nombres haploïdes :

P. spinosa L. 16
P. domestica L. 24
P. cerasifera EHR. 8

MATHER signale d'autre part :

P. insititia 24

Le nombre chromosomique de base du genre *Prunus* est 8, ainsi que toutes les études le confirment. On considère donc en première approximation *P. cerasifera* comme diploïde ($2n = 16$), *P. spinosa* comme tétraploïde ($2n = 32$) et *P. domestica* et *P. insititia* comme hexaploïdes ($2n = 48$).

Quant à *P. salicina* (P. japonais) et *P. simonii*, il est bien établi qu'il s'agit d'espèces diploïdes ($2n = 16$).

B — *Problèmes de l'origine de la Prune cultivée* (P. domestica)

Tour à tour, depuis DARWIN, on a pu citer comme espèce d'origine de nos prunes cultivées *P. insititia* et *P. domestica* elles-mêmes. Ces prunes seraient originaires de l'est de l'Europe et de l'ouest de l'Asie, d'après les premières études. A la suite de prospections faites dans ces régions, on dut considérer que *P. domestica* n'était pas une forme sauvage, pas plus sans doute que *P. insititia*.

En 1930, CRANE et LAWRENCE, en se basant sur une étude génétique et cytologique du genre, émirent l'hypothèse que les pruniers hexaploïdes classés dans l'espèce *P. domestica* sont en réalité des hybrides amphidiploïdes produits à partir du croisement entre *P. cerasifera* EHRH. (Myrobolan), $2n = 16$, et *P. spinosa* (Prunellier) $2n = 32$. On peut alors schématiser ainsi la genèse du *P. domestica* :

P. cerasifera × *P. spinosa*
↓
$2n = 16$ ↓ $2n = 32$
hybride à $2n = 24$
↓
Prunus domestica à $2n = 48$

Pour éprouver la valeur de cette hypothèse, RYBINE à Detskoye-Selo entreprit ainsi des hybridations systématiques entre les deux espèces présumées parentes. Les observations des formes sauvages de Myrobolan et de Prunellier révélèrent la présence d'hybrides naturels entre ces deux espèces ; le dénombrement chromosomique ($2n = 24$) confirmait cette origine. Parmi les croisements réalisés en 1936, RYBINE obtint 14 semences hybrides (*spinosa* × *cerasifera*) et deux du croisement réciproque : l'une des deux était hexaploïde ($2n = 48$).

Après des observations morphologiques, RYBINE pensait ainsi avoir confirmé l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE. D'après lui, le semis hexaploïde avait pu être obtenu de deux façons :

— doublement du nombre chromosomique de l'œuf,

— pollinisation d'un ovule non réduit de *cerasifera*, par un grain de pollen non réduit de *spinosa*.

Il faut remarquer que plusieurs auteurs signalent une fréquence assez élevée de gamètes non réduits au sein du genre *Prunus*.

P. insititia est souvent considéré comme une sous-espèce de *P. domestica*. Pourtant, d'après RYBINE (1951), *P. insititia* serait plus ancien que *P. domestica* ; en effet, dans les cités lacustres d'Italie, de Suisse et de Savoie, on note l'absence de noyaux de *P. domestica* alors qu'il existe ceux de *P. spinosa* et *P. insititia*. Des études de méioses (MATHER 1937) semblent confirmer ce point de vue.

Des études cytogénétiques de DARLINGTON (1928-30) montrent que *P. domestica* est polyploïde et que l'hybride entre *P. domestica* et *P. cerasifera* se comporte comme une espèce allotétraploïde ; ceci démontre une homologie de certains chromosomes de *P. cerasifera* et de *P. domestica*, ce qui est en accord avec l'hypothèse de l'origine de *P. domestica*.

C — *Comportement cytogénétique*

Les études de cytogénétique dans le genre *Prunus* sont assez rares et fragmentaires ; toutefois, celles de K. MATHER (1937) et surtout celles de DARLINGTON nous apportent quelques informations concernant le comportement cytogénétique des espèces principales de la section *Euprunus*. Ces dernières avaient surtout pour but l'étude des types d'appariements et de la structure des chiasmas. Une étude complète des méïoses des diverses espèces et surtout de leurs hybrides, accompagnée d'observations de fertilité reste à faire.

P. cerasifera présente d'assez nombreuses formes phénotypiques mais les comptages ont révélé que toutes étaient diploïdes ($2n = 16$). En général, on a pu noter la formation assez régulière de huit bivalents avec toutefois existence de deux chromosomes susceptibles de former un pont anaphasique.

H. MURAWSKI et W. BLASSE décrivirent en 1954 des formes autotétraploïdes de *P. cerasifera* non signalées jusqu'alors : leurs affirmations reposent surtout sur des études morphologiques ; malgré quelques numérations chromosomiques, il n'est nullement exclu qu'on ne soit là en présence d'hybrides entre *P. cerasifera* et *P. domestica*, hybrides allotétraploïdes ; seule une étude du comportement méiotique permettra de lever le doute.

En ce qui concerne *P. spinosa*, MATHER, en 1937, après avoir étudié un certain nombre de formes phénotypiques, pensait que cette espèce constituait une série polyploïde ($2n = 24$, 32, 40 et 48). Cependant, après une étude cytogénétique des hybrides entre *P. insititia* et *P. spinosa*, WEIMARCK (1942 à 1943) confirmait que *P. spinosa* avait $2n = 32$ chromosomes et que les autres nombres correspondaient à des hybrides interspécifiques. D'après DARLINGTON, on note une formation non négligeable de quadrivalents chez *P. spinosa* $2n = 32$: l'espèce serait donc autotétraploïde. Dans une étude portant sur les prunelliers de la flore d'Alsace, BRUN confirme pourtant (1962-64) la variation du nombre chromosomique chez *P. spinosa* ($2n = 24$, 32 et 48) sans caractères morphologiques distinctifs. Cet auteur signale d'autre part que le comportement à la méiose est régulier avec formation de 16 bivalents chez les types tétraploïdes, sauf quelques rares exceptions.

D'après ces données, on devrait considérer qu'il existe des variations aussi bien dans la flore caucasienne que dans la flore européenne et que *P. spinosa* est une espèce

en cours d'évolution active. Si l'on pense que RYBINE a pu signaler, pour *P. cerasifera* EHRH., type *divarivata* LED., une variation semblable, on doit se représenter toutes les possibilités susceptibles d'avoir donné naissance à un amphidiploïde $2n = 48$, le *P. domestica*. Plusieurs synthèses ont pu se produire en diverses zones floristiques, ce qui expliquerait la diversité morphologique existant chez cette espèce (*Quetsches Prune d'Agen* ; *Reine-Claude*) diversité typiquement régionale.

P. insititia est l'espèce la moins bien définie en ce qui concerne son origine. Il est assez fréquent, principalement en Suède, de trouver en association écologique *P. spinosa* et *P. insititia* ainsi que leurs hybrides naturels. De tous les comptages chromosomiques effectués, il résulte que *P. insititia* est hexaploïde ($2n = 48$). Son comportement méïotique fut étudié par K. MATHER (1937) en comparaison avec *P. domestica* ; *P. insititia* forme de 90 à 98 p. 100 de bivalents et jusqu'à 5 p. 100 de tri-et quadrivalents, tandis que *P. domestica* présente moins de régularité avec 52 à 89 p. 100 de bivalents. Ces résultats confirmeraient l'origine plus ancienne de *P. insititia*. Il resterait à éclaircir son comportement cytogénétique : a-t-on ici une espèce autoallo-hexaploïde ou bien entièrement allohexaploïde, comme dans le cas de *P. domestica* ? N. V. KOVALEV et KOSTINA (1934) pensent que *P. insititia* est issu du croisement *P. cerasifera* × *P. curdica*, forme voisine de *P. spinosa*. Certains chercheurs s'appuyant sur des considérations morphologiques pensent que *P. insititia* serait issu, par polyploïdie, de *P. spinosa*. De même, il sera intéressant de préciser le comportement cytogénétique de *P. spinosa* en tant qu'espèce auto- ou allotétraploïde.

L'origine de ces espèces étant très ancienne et des différenciations chromosomiques nombreuses ayant pu se produire au sein de leurs génomes, il sera difficile de tirer des conclusions sur leur comportement originel.

En ce qui concerne *P. salicina* et *P. simonii*, il n'existe pas, à notre connaissance, de données cytogénétiques précises.

D — *Notion de génome chez les* Prunophora

D'après les notions acquises en matière de cytogénétique du genre *Prunus*, nous pourrions hypothétiquement attribuer aux trois espèces principales la composition génomique suivant :

P. cerasifera : CC — $2n = 16$

P. spinosa : SSSS ou SSS_1S_1 — $2n = 32$

suivant que nous aurons un autotétraploïde ou un allotétraploïde.

P. domestica : CCSSSS ou $CCSSS_1S_1$

Les résultats obtenus par divers auteurs semblent parler en faveur d'une allopolyploïdie (bivalents presqu'exclusivement à la méïose). Ce comportement nous amène à penser que, dans l'hypothèse d'une origine autopolyploïde de *P. spinosa*, les deux stocks de huit chromosomes ont évolué de façon à perdre toute homologie apparente. Dans cette éventualité chez *P. domestica*, nous observerons un comportement méiotique d'allohexaploïde. Toutefois, des homologies peuvent subsister dans les deux stocks de *spinosa* donnant lieu à des appariements occasionnels sous forme de multivalents.

Quoi qu'il en soit, l'origine hybride et la composition génomique du *P. domestica* laisse entrevoir des possibilités d'amélioration par introgression grâce à l'homologie entre, d'une part les génomes de *spinosa* et *cerasifera*, d'autre part ceux de *P. domestica*. Ces possibilités, ainsi que les objectifs seront discutés plus loin.

III. — PROBLÈMES D'OBTENTION D'HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES ET POSSIBILITÉS D'INTROGRESSION

De nombreux problèmes se posent pour la réalisation des hybrides interspécifiques d'une part, mais d'autre part les possibilités d'obtention de résultats par introgression reposent sur la nature du complément chromosomique de chaque espèce.

A — *Problèmes de biologie florale*

La première difficulté rencontrée est souvent la différence de précocité de floraison entre les deux espèces parentes. L'espèce la plus tardive est choisie comme femelle alors que le pollen de l'espèce la plus précoce est conservé. Les croisements réciproques ne donnant pas toujours les mêmes rendements (Olden 1965) il n'est souvent pas judicieux de choisir le sens du croisement sur le seul critère de précocité.

De façon générale, les résultats les meilleurs sont obtenus en prenant comme parent femelle l'espèce ayant le nombre le plus élevé de chromosomes, de même, l'espèce ayant le style le plus court. De nombreux auteurs ont pu noter de très mauvais résultats avec les espèces autoincompatibles (cas de nombreuses *Reine-Claude*). Par contre, comme nous avons pu le constater à Bordeaux, les variétés mâles-stériles, comme *P. 332* (*Mirabelle Dorée*) donnent de bons résultats. Selon Crane et Lawrence (1937-47) les pruniers possèdent des gènes d'autoincompatibilité de la série S dont l'interaction serait complexe au niveau polyploïde.

Chez les pruniers ayant une floraison précoce, si les températures printanières, souvent basses, n'altèrent pas les organes sexuels, elles n'en ralentissent pas moins la germination du pollen.

Outre ces difficultés d'obtention d'un embryon on se heurte très souvent à une mauvaise germination de graines hybrides : il en est ainsi quand l'espèce femelle est précoce : en effet, l'embryon n'aura pas acquis un développement suffisant à la maturité du fruit ; il faudra alors avoir recours à la culture sur milieu spécialement étudié.

Pour pallier ces difficultés d'obtention d'hybrides, plusieurs méthodes ont été essayées : hormones, substances diverses, raccourcissement artificiel du style et même radiations ionisantes ; elles n'ont donné que peu de résultats. La méthode du mélange de pollen, utilisée par Mitchourine puis par Enikeev, pour remédier à l'incompatibilité chez les espèces fruitières, a permis l'obtention de quelques résultats en matière d'hybridation interspécifique.

B — *Problèmes d'inviabilité et de stérilité*

Aux problèmes d'ordre biologique, physiologique et morphologique dont nous venons de parler succinctement s'ajoutent les problèmes classiques de stérilité et

d'inviabilité des hybrides interspécifiques. Ces phénomènes, dont les causes assez diverses sont passées en revue par STEBBINS (1958) font souvent échec aux programmes d'amélioration.

C — *Possibilités d'introgression*

Chez les espèces qui nous intéressent, en s'appuyant sur les quelques connaissances cytogénétiques acquises, nous pouvons envisager plusieurs moyens d'introduction d'un caractère intéressant.

Si, comme nous l'avons dit plus haut, il existe une homologie entre certains chromosomes de *P. domestica* et des espèces présumées parentes, *P. cerasifera* et *P. spinosa*, dans les croisements entre ces espèces il s'agira d'introduction en des loci déjà existants : méthode classique utilisée dans les rétrocroisements ; on parlera d'hybridation introgressive, cette méthode s'appliquant à des espèces différentes.

Si nous utilisons une espèce ne présentant pas d'homologie chromosomique avec une espèce à améliorer, ce sera une introduction de loci étrangers : dans ce cas, en l'absence de *crossing-over*, nous aurons addition ou juxtaposition de génomes (amphidiploïdie) ou de chromosomes ; grâce aux radiations ionisantes le transfert de segments de chromosomes, par suite de cassures induites, devient possible : on ne pourra plus parler alors de phénomènes de dominance mais d'interactions géniques. A ce dernier cas se rattacheront les programmes utilisant les pruniers japonais, *P. salicina*, qui d'après les connaissances actuelles n'auraient pas de complément génomique homologue de celui de *P. domestica*.

IV. — POSSIBILITÉS OFFERTES PAR L'HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE

Les quelques connaissances cytogénétiques acquises permettent d'envisager un programme d'amélioration utilisant les croisements interspécifiques. Quelques possibilités, pour la plupart déjà exploitées, en Russie (RYBINE, ENIKEEV, 1936-1966), en Suède (OLDEN 1956-1966), en Afrique du Sud (HURTER et VAN TONDER, 1963) seront discutées.

A — *Création de variétés synthétiques*

Dans un précédent paragraphe nous avons vu l'origine hybride par amphidiploïdie du prunier domestique. Le polymorphisme existant chez les espèces parentes *P. spinosa* et *P. cerasifera* laisse penser que, grâce à un choix judicieux des géniteurs, certaines combinaisons, non réalisées dans la nature, pourraient donner jour à de nouvelles variétés.

En s'appuyant sur ce que l'on connaît du comportement cytogénétique des espèces, il paraît possible d'introduire des caractères agronomiques intéressants chez le *P. domestica* par hybridation avec l'une des deux espèces parentes. Il serait plus facile de bâtir un programme à partir d'hybrides synthétiques hexaploïdes ; le résultat en serait peut-être moins sûr en raison de l'apport de nombreux caractères défavorables. Le seul avantage serait l'utilisation directe des hybrides F_1 obtenus, surtout

si, comme le souligne RYBINE (RYBINE, 1966) la plupart des caractères agronomiques des pruniers cultivés (qualité, taille du fruit ...) se comportent comme des caractères dominants.

Choix des géniteurs de départ.

Certes les pruniers domestiques possèdent des qualités gustatives incontestables; toutefois leur croissance est lente, leur mise à fruits longue, leur fructification limitée; la grosseur du fruit pourrait aussi être améliorée par le choix, pour une synthèse du prunier hexaploïde, de myrobolans à gros fruits, introduits d'Iran. Dans un tel programme, *P. salicina* et ses hybrides, nommés pruniers japonais, semblent devoir présenter un intérêt ; leurs fruits comparativement à ceux de *P. cerasifera*, sont de grosse taille et de chair assez ferme ; leur croissance est rapide et surtout leur fructification très importante. Il semble donc intéressant d'essayer d'associer ces qualités aux qualités gustatives des prunes domestiques, en remplaçant le stock diploïde de *P. cerasifera* par celui de *P. salicina*.

Outre la synthèse d'un prunier domestique hexaploïde, nous ne devons pas négliger la réalisation d'hybrides tétraploïdes pouvant avoir un intérêt comme variété. Plusieurs possibilités existent pour leur synthèse, la plus simple étant le rétro-croisement d'un prunier domestique par un myrobolan choisi. Exploitant les qualités du prunier japonais le croisement *P. spinosa* × *P. salicina* $4n$ donnera aussi un tétraploïde.

Certains protocoles utilisant le prunier japonais ont été envisagés par OLDEN en Suède et surtout par HURTER et VAN TONDER qui préconisent les croisements suivants :

P. domestique × P. japonais
$2n = 48$ $2n = 16$
P. domestique × P. japonais tétraploïde
$2n = 48$ $4n = 32$
P. japonais $4n$ × P. diploïde sélectionné (*cerasifera*)
↓
hybride $3n$ (C_jC_jC)
↓ doublement
P. domestique × $6n$ allohexaploïde
SS S_1S_1 CC C_jC_j C_jC_j CC

Mentionnons ici le protocole dont nous avons déjà parlé :

P. spinosa × *P. salicina*
$2n = 32$ $2n = 16$
SS S_1S_1 C_jC_j
↓
hybride $2n = 24$
SS_1C_j
↓ doublement
$SSS_1S_1C_jC_j$ allohexaploïde.

Il faut tout de même souligner que les homologies du génome de *P. salicina*, ou de ses hybrides, avec ceux des autres espèces ne sont pas connues. Il paraît donc nécessaire d'étudier les identités génomiques pouvant exister avant de fonder trop d'espoir sur ces schémas.

Création de porte-greffes.

Si ces hybrides synthétiques hexa- ou tétraploïdes peuvent être utilisés comme variétés, il ne faut pas négliger les possibilités qu'offrent les croisements interspécifiques dans ce groupe pour la création de porte-greffes nouveaux. Si l'on considère en effet les différences inter- et intraspécifiques existant au sein de la section *Euprunus*, nous pouvons espérer créer des hybrides d'associations génomiques variées, constituant une gamme de vigueur assez étendue. Ces synthèses nouvelles pourraient apporter une solution au problème du prunier porte-greffe du pêcher et plus précisément peut-être à celui de l'asphyxie radiculaire.

B — *Amélioration de caractères précis*

Outre les améliorations d'ordre général dont nous avons déjà parlé, taille du fruit, précocité et importance de mise à fruits ..., et pour lesquelles l'intérêt des pruniers japonais a été souligné, le prunier domestique pose quelques problèmes plus précis ; deux d'entre eux sont importants :

— la résistance à la Rouille (*Tranzschelia pruni-spinosae* (PERS, DIET.) : certains Myrobolans sont résistants à la Rouille ; ce caractère est dominant comme a pu le montrer l'étude de quelques hybrides obtenus à Pont-de-la-Maye. De même parmi les pruniers japonais certains semblent immuns (HUET, 1962). Les sources de résistance intraspécifiques ne paraissant pas connues, l'utilisation des croisements interspécifiques pourrait être envisagée ; HUET (1962) signalait cette possibilité.

— La résistance au *Monilia* : la recherche de géniteurs étant en cours, on ne peut affirmer l'absence de gènes de résistance parmi les pruniers domestiques ; certains *P. spinosa* paraissant résistants, leur choix serait judicieux pour la synthèse de nouvelles variétés.

C — *Obtention des amphidiploïdes*

L'utilisation de substances mitoclasiques et en particulier de la colchicine est classique pour la création d'amphidiploïdes. Chez les pruniers cependant, à notre connaissance, aucun résultat n'a été obtenu, tout au moins en ce qui concerne le doublement d'un individu de constitution génétique définie et connue. HURTER et Van TONDER (1963) ont obtenu le doublement d'embryons issus de fécondation libre sur prunier japonais, par immersion des semences dans des solutions de colchicine. DERMEN (1947) semble avoir obtenu, après traitement d'organes végétatifs, un pêcher tétraploïde. Les résultats sont donc très rares et surtout très difficilement reproductibles.

Devant ces difficultés nous pouvons songer à l'utilisation de gamètes non réduits. De nombreux auteurs ont signalé chez les *Prunus* ce phénomène et DARLINGTON l'a étudié cytologiquement. Selon lui quatre irrégularités importantes peuvent conduire à la production de gamètes di- ou polyploïdes chez les *Prunus* :

— absence de première ou seconde division : [ce phénomène se produit quand on a présence de chromosomes traînards à la première division, par suite d'un non-

appariement, ou à la seconde quand les chromosomes se sont déjà divisés à la première : il ne peut y avoir alors formation de deux noyaux distincts ;

— double division des chromosomes : c'est le cas le plus rare chez les *Prunus* (*P. avium nana*, triploïde) ; il se produit quand il n'y a pas appariement par suite de non-homologie ;

— formation d'une cellule-mère binucléée : cette irrégularité se produit, d'après DARLINGTON, seulement chez *P. avium* ;

— suppression de la première division, la cause n'étant pas ici la présence de traînards ou de pont anaphasique.

Sur le plan pratique, signalons que les hybrides synthétiques hexaploïdes obtenus par RYBINE, sont dus à une non-réduction de gamètes (RYBINE, 1960, 1966) ; OLDEN (1965) signale aussi que la variété de prunier japonais *Santa-Rosa* donne une forte proportion de grains de pollen polyploïdes. D'autre part à Pont-de-la-Maye des hybrides entre un prunier hexaploïde (*P. 332 Mirabelle Dorée*) et un prunier diploïde (*GF 31*) ont été réalisés ; les comptages chromosomiques (1966) ont révélé la présence d'un hybride F_1 pentaploïde, parmi les 26 hybrides existants ; cela implique une fécondation par un grain de pollen diploïde de *GF 31*.

Les recherches devraient être orientées d'une part vers l'amélioration des modalités d'application de la colchicine, d'autre part vers l'étude des facteurs pouvant augmenter la fréquence de production de gamètes non réduits (thermopériodisme, photopériodisme, radiations ionisantes ...).

V. — RÉSULTATS DÉJA OBTENUS

A — *A l'étranger*

Deux écoles principalement ont travaillé l'hybridation interspécifique : l'école russe, avec RYBINE et ENIKEEV et l'école suédoise, avec OLDEN.

Nous avons déjà parlé des travaux russes en ce qui concerne l'origine de la prune domestique. L'objectif de ces chercheurs est d'obtenir principalement la résistance au froid ; déjà MITCHOURINE avait créé des hybrides entre prunier européen (*P. domestica*) et prunellier. Après lui, RYBINE décrivait aussi des hybrides entre l'espèce très résistante *P. ussuriensis* KOST. et KOV (= *P. koreana* KOM ou *P. triflora* var. *mandshurica* SKV) et *P. spinosa*, qui résistaient à des températures atteignant — 31°C (RYBINE, 1966).

L'école suédoise met surtout l'accent sur l'intérêt d'une utilisation du prunier japonais pour les qualités dont nous avons déjà parlé, afin d'améliorer les formes européennes (*P. domestica*). De nombreux hybrides ont déjà été réalisés et décrits par la station de Balsgard. D'autres hybrides entre prunellier et myrobolan furent aussi réalisés pour créer un nouveau matériel de départ pour l'amélioration de la résistance au froid, après sélection de myrobolans très rustiques.

En Angleterre, dès 1915, CRANE réussit un hybride fertile entre *P. domestica* et *P. cerasifera*. WELLINGTON (1927) en Amérique, croisa *P. domestica* et *P. triflora*. HUNTER, au Canada, obtint des tétraploïdes après le croisement des variétés *Saint-Anthony* (*P. besseyi* × *P. salicina*) et *Mont-Royal* (*P. domestica*) ainsi qu'un pentaploïde issu du croisement *P. domestica* (var. *Reine-Claude*) par *Shiro*, P. japonais).

Mis à part les hybrides russes résistants au froid, sur le plan pratique, peu de résultats sont à noter actuellement. L'exploitation des croisements réalisés demandera en effet de nombreuses années.

B — *En France*

L'exploitation des croisements interspécifiques à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de Pont-de-la-Maye ne fut pas systématique. Il s'agissait de résoudre des problèmes plus immédiats ; c'est ainsi que l'utilisation des croisements interspécifiques a eu surtout comme objectif la création de porte-greffes nouveaux Des hybrides furent surtout effectués entre *P. domestica* ou *P. insititia*, d'une part, et *P. cerasifera*, *P. salicina* et *P. Persica* L. (Souty et *al.*, 1955), d'autre part.

Quelques hybrides entre ces espèces sont en cours d'étude : les observations morphologiques et cytologiques feront l'objet d'une publication ultérieure.

CONCLUSION

Les connaissances cytogénétiques restent à préciser dans le groupe des pruniers de la section *Euprunus*. Comme nous l'avons déjà vu, celles-ci auront un double intérêt : théorique et pratique.

Des bases précises, seules, permettront la réalisation de programmes d'amélioration utilisant les croisements interspécifiques.

Cependant, les résultats acquis permettent de bâtir des hypothèses de travail. Chez les espèces fruitières, comme le Prunier, où l'obtention de plusieurs générations demande un temps très long, il paraît souhaitable de mener de pair les études théoriques et les réalisations pratiques en se basant sur les données cytogénétiques actuelles, même imprécises. La réalisation d'un tel programme sera longue et difficile en ce qui concerne l'amélioration des variétés. La création de porte-greffes nouveaux, grâce aux techniques de multiplication végétative, peut, elle, donner des résultats intéressants dans un très proche avenir.

L'utilisation des croisements interspécifiques offrant de réelles possibilités, il serait dommage de ne pas les exploiter.

Reçu pour publication en juin 1967.

SUMMARY

CYTOGENETICS AND INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN THE SUB-GENUS PRUNOPHORA, SECTION EUPRUNUS

The main species in the section *Euprunus* within the genus *Prunus* are : *P. cerasifera* and *P. salicina*, which are diploid ($2n = 16$), *P. spinosa*, which is tetraploid ($2n = 32$), and *P. domestica* and *P. institia*, which are hexaploid ($2n = 48$). The systematics of these species are rather confused and could be clarified by knowledge of the chromosomal stock of the various species and of their cytogenetic behaviour.

The hypothesis of Crane and Lawrence on the amphidiploid origin of the domestic plum-tree, *P. domestica*, seems to have been verified by the results obtained by Rybine. The participation of the two species *P. spinosa* and *P. cerasifera* in the creation of *P. domestica* has yet to be shown by a complete cytogenetic study. Basic knowledge in this sphere regarding the species of the *Euprunus* section is still rather fragmentary ; present knowledge is due mostly to Darlington and Kobel.

However, this hypothesis of the allopolyploidy of *P. domestica* allows the possibility of creating artificial hybrids. The possibilities for introgression rest on the homologies existing between the genomes of the various species.

Certain research workers, among them OLDEN in Sweden and RYBINE in the U. S. S. R., are trying to exploit the possibilities offered. Two general objectives can be envisaged : improvement of varieties and the creation of stocks. The first aim can be achieved either by introgression or by the synthesis of tetraploid or hexaploid species, reproductions of *P. domestica*. Some possibilities are discussed : among the hybridizations envisaged, these could cause *P. salicina* to intervene, this seeming to give a clear advantage.

In order to carry out certain programmes the problem posed by the doubling of the chromosomal stock must be solved in these species.

Few spectacular results have been noted up to now, except for the creation of cold-resistant hybrids by the Russian school.

Interspecific hybridization will certainly be a rapid method of creating new variability for the selection of stocks.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRUN J., 1963. Observations sur les prunelliers de la flore d'Alsace. *Bull. Soc. Hist. nat. Colmar* 51e, **64**, 36-48.

CRANE M. B., LAWRENCE W. J. C., 1930. Studies in sterility. *Internation. Hortic. Congr.*, **9**, p. 100-116.

CRANE M. B., 1949. L'origine de *Prunus domestica*. *Fruit Yearbook r. hortic. Soc.*, 11-13.

DARLINGTON C. D., 1928. Studies in *Prunus*, I et II, *J. Genet.* **19**, 213-256.

DARLINGTON C. D., 1930. Studies in *Prunus*, III. *J. Genet.* **22**, 65-93.

DERMEN H., 1947. Inducing polyploïdy in peach varieties. *J. Hered.*, **38**, 77-82.

HURTER N., VAN TONDER, 1963. Colchicine induction of autotetraploïdy in the japanese plum, *Prunus salicina*. *Soc. Afr. J. agric. Sci.*, **6**, 3, 403-410.

HUET J., 1962. Premières observations sur la sensibilité à la Rouille (*Tranzschelia pruni-spinosae* (PERS.), DIET) de variétés de pruniers domestiques et de pruniers japonais, en conditions de contaminations naturelles *EUCARPIA, 3e Congr. de l'Assoc. europ. Amélior. Pl.* Paris, mai 1962, 108-112.

KOBEL F., (VON). 1927. Zytologische Untersuchungen an Prunoïdeen und Pomoideen. *Arch. Jul. Kulas-Stiftung.* **3**, 1-84.

KOVALEV N. V., KOSTINA K. F., 1935. A contribution to the study of the genus *Prunus* FOCKE. *Bull. Appl. Bot.* (Fruits and small fruits) **8**, 5-75.

MATHER K., 1947. Notes on the cytology of some *Prunus* species. *Genetica*, **19**, 143-152.

MOFFET M., 1931. The chromosome constitution of the Pomoideae. *Proc. r. Soc. Ser., B.*, **108**, 423-447.

MURAWSKI H., BLASSE W., 1954. Untersuchungen an antotetraploiden Formen von *Prunus cerasifera* EHRH. I. Morphologische, pomologische und zytologische Untersuchungen. *Züchter*, **24**, I, 4-11.

OLDEN E. J., 1956. Hybridiseringsförsök union. Flommongruppen. *Meddn. För. Växt förädl. Frukträd*, Balsgard, **41-42**, 23-43.

OLDEN E. J., 1960. Hybrider mellon europeiska veh japanska plommon franställda vid Balsgard. *Meddn. For. Växt förädl. Frukträd*, Balsgard, nº 51-52.

OLDEN E. J., 1965. Interspecific plum crosses. *Res. Rep. Balsgard Fruit Breed. Inst. Fjälkestad*, Sweden, **1**.

PLUMIER W., 1954. Quelques problèmes cytologiques en Arboriculture fruitière. *Colloque sur la Génétique*. Gembloux, 14 janvier 1954.

PRYWER C., 1936. Badanier cytologiczne nad nicktoremi. Gartenbaun redzaju *Prunus*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, **13**, 1.

REHDER A., 1947. *Manual of cultivated trees and shrubs*. New York. The Macmillan Company.

RYBINE V. A., 1936. Hybrides entre *Prunus spinosa* et *myrobolan*, et problème de l'origine des prunes cultivées. *Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed. Serie* II, nº **10**. Genetics, Plant Breeding and Cytology.

RYBINE V. A., 1951. Données expérimentales sur la question de l'origine hybride de la prune cultivée. *Trudy Krym. Filiada Akad. Nauk, S. S. S. R.*, **1**, p. 45-61.

RYBINE V. A., 1966. Resynthèse du prunier domestique et son importance théorique et pratique (en russe) « Cytologie et Génétique » nº 2, *Kiev Akad. Nauk, Uhr. S. S. S. R.*, 64-73.

SOUTY et *al.* 1955. Travaux effectués pendant la période 1938-1953 par la Section d'Arboriculture. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 121-236.

STEBBINS G. L., 1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. amer. philos. Soc.*, **103**, nº 2.

STEBBINS G. L., 1958. The inviability, weakness and sterility of interspecific hybrids. *Adv. Genet.*, **9**, 147, 215.

THOMAS M., 1955. Mirabelles et Mirabelliers de Lorraine. *Bull. Soc. Sci. nat. Nancy*, **19**, 4.

WEIMARCK H., 1944. Fältstudier 1943 union slaktet *Prunus*. *Meddn. För. växtförädl. frukträd.*, **4**, 9 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1967, **17** (4), 409-412.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE **1967**

E. Berninger. — Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les autotétraploïdes 93

E. Berninger, P. Buret. — Étude des déficients chlorophylliens chez deux espèces cultivées du genre *Allium* : l'Oignon *A. cepa* L. et le Poireau *A. porrum* L. 175

N. Chalbi. — La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne 67

N. Chalbi. — Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la Luzerne 119

J. Chéry. — Contribution à l'étude de la vascularisation du coléoptile chez *Hordeum sativum* jessen 327

L. Decourtye. — Étude de quelques caractères à contrôle génétique simple chez le Pommier (*Malus* sp.) et le Poirier (*Pyrus communis*) 243

L. Decourtye, C. Brian. — Détermination des besoins en froid des pépins de Pomacées. Interprétation des courbes de germination 375

H. Dulieu. — Étude de la stabilité d'une déficience chlorophyllienne induite chez le Tabac par traitement au méthane sulfonate d'éthyle 339

C. Foury. — Étude de la biologie florale de l'Artichaut (*Cynara scolymus* L.). Application à la sélection. Ière partie : Données sur la biologie florale 357

A. Gallais. — Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. — En panmixie, influence du nombre de parents et du coefficient de consanguinité de départ..... 291

A. Gallais. — Moyennes des populations tétraploïdes 215

A. Gallais. — Modèle pour l'étude des effets génétiques 229

C. Grasselly, H. Gall. — Étude sur la possibilité de combinaisons de quelques caractères agronomiques chez l'amandier *Cristomorto* hybridé par trois autres variétés 83

P. Guy, G. Genier. — Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde 277

P. Jonard, M. Odent. — Étude sur l'évolution de l'azote au cours de la croissance de la tige principale du Blé tendre 23

M. LENOBLE. — Évolution théorique au cours des générations de multiplication des fréquences génétiques de l'autoincomptabilité. Conséquences possibles sur les valeurs moyennes de ces générations 267

Nicole MAIA, P. DOMMERGUES, J. GILLOT, C. GOUJON, H. TOUVIN. — Étude de mutants de « type de développement » isolés dans des variétés de Blé tendre d'hiver 195

C. MARENAUD, R. SAUNIER. — Thermothérapie sur Pêcher 13

R. MONET. — Contribution à l'étude génétique du Pêcher 5

M. NIQUEUX, R. ARNAUD. — Observations sur des populations de Fétuque élevée du Massif central 307

G. SALESSES. — Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau 207

Lucette THÉVENIN. — Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus Officinalis* L. I. — Biologie et amélioration 33

R. WAGNER. — Sélection préliminaire en serre de semis de Vigne 159

Mises au point :

J.-P. DOAZAN, M. RIVES. — Sur le déterminisme génétique du sexe dans le genre *Vitis* 105

G. SALESSES. — Connaissances cytogénétiques et hybridation interspécifique dans le sous-genre *Prunophora*, section *euprunus* 397

Note :

M. NIQUEUX, R. ARNAUD. — Taux de pollinisation croisée entre deux clones de Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB) 393

Chronique des livres 113

Ann. Amélior. Plantes, 1967, 17 (4).

CONTENTS

E. Berninger. — Contribution to the study of the forms of expression of heterosis in autotetraploids 93

E. Berninger, P. Buret. — Study of chlorophyll deficiencies in two cultivated species of the genus *Allium* : Onion *A. cepa* L. and Leek *A. porrum* L.. 175

N. Chalbi. — Competition between genotypes and its effect on the quantitative characteristics of Lucerne 67

N. Chalbi. — Biometry and quantitative analysis of competition between genotypes of Lucerne 119

J. Chéry. — A study of the vascular anatomy of the coleoptile of *Hordeum sativum* jessen 327

L. Decourtye. — Genetical studies on Apple and Pear 243

L. Decourtye, C. Brian. — Chilling requirements of Apple and Pear seeds : a statistical method of determination..... 375

H. Dulieu. — Study of the stability of the chlorophyll deficiency induced in Tobacco by treatment with ethyl methanesulphonate 339

C. Foury. — Study of the floral biology of the Artichoke (*Cynara scolymus* L). Application to selection 357

A. Gallais. — Theoretical performance of diploid synthetic varieties in succeeding generations. I. — With panmixis, influence of the number of parents and of the initial coefficient of inbreeding 291

A. Gallais. — Means of tetraploid populations 215

A. Gallais. — A model for studying genetic effects 229

C. Grassely, H. Gall. — A study of some agronomic characteristics combining possibility in the *Cristomorto* almond variety crossed by three other varieties 83

P. Guy, G. Genier. — Structure and evolution of advanced generations of an autotetraploid hybrid under panmixia 277

P. Jonard, M. Odent. — Study of the changes in the nitrogen content of the main stem of soft Wheat during growth 23

M. Lenoble. — Theoretical development in the course of generations of the multiplication of genetic structures linked to a gametophytic autoincompatibility gene. 267

Nicole Maia, P. Dommergues, J. Gillot, C. Goujon, H. Touvin. — Study of mutants of different « developmental types » isolated in varieties of soft winter Wheat 195

C. Marenaud, R. Saunier. — Heat treatment on Peach tree 13

R. Monet. — Contribution to genetic study of the Peach tree 5

M. Niqueux, R. Arnaud. — Some observations on populations of tall Fescue in the Massif central 307

G. Salesses. — Elaboration of a counting method for chromosomes in stone-fruit trees 207

Lucette Thévenin. — Problems in the improvement of *Asparagus officinalis* L. I. — Biology and improvement 33

R. Wagner. — Preliminary selection of vine seedlings under glass..... 159

Reviews :

J.-P. Doazan, M. Rives. — On the genetical control of sex in the genus *Vitis*. 105

G. Salesses. — Cytogenetics and interspecific hybridization in the sub-genus *Prunophora*, section *Euprunus*..... 397

Note :

M. Niqueux, R. Arnaud. — Rate of crossed pollination between two clones of tall Fescue (*Festuca arundinacea* schreb) 393

Book review 113

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et *al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

Le Directeur de la Publication : M.-L. CAGNAC.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 11-1967

Dépôt légal : 4e trimestre 1967. *N° d'impression : 1235*